Travail des Laboratoires de Zoologie de l'Université de Neuchâtel,
d'Histologie normale et d'Embryologie de la Faculté de Médecine de Genève

LE SEGMENT BUCCO-ŒSOPHAGIEN

DE

Spelerpes adspersus, Peters.

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de Docteur ès-sciences

PAR

JOHN LEUBA

Licencié ès-sciences

Assistant au Laboratoire d'Histologie normale et d'Embryologie
de la Faculté de Médecine de Genève

NEUCHATEL

IMPRIMERIE WOLFRATH & SPERLÉ

1916

Extrait du «Bulletin»
de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles, t. XLI,
avec six planches hors texte.

A mes parents

La Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de MM. les professeurs Ed. Béraneck et O. Fuhrmann, autorise l'impression de la présente thèse, sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.

Neuchâtel, mai 1916.

Le Doyen:

Dr O. FUHRMANN.

Ce travail a été exécuté en partie au laboratoire de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, sous la direction de M. le professeur Fuhrmann, et en partie au Laboratoire d'Histologie normale et d'Embryologie de la Faculté de Médecine de Genève, dirigé par M. le professeur d'Eternod.

M. le professeur Fuhrmann, à qui nous devons l'idée de cette étude, a bien voulu mettre à notre disposition un matériel abondant et très bien conservé, tant en animaux entiers qu'en coupes sériées ; qu'il veuille recevoir ici l'expression de notre vive gratitude pour nous avoir confié ce matériel très rare, et pour l'intérêt avec lequel il n'a cessé de suivre, soit de près, soit de loin, nos recherches.

Nous avons également contracté une grosse dette de reconnaissance envers M. le professeur d'Eternod, qui nous a accueilli avec la plus grande bienveillance comme assistant dans son laboratoire, nous procurant ainsi toute facilité pour la préparation matérielle de ce travail, et de qui l'enseignement nous a été infiniment précieux. Nous lui en disons notre plus vif merci.

Enfin, nous avons souvent mis à contribution les conseils et les directions de M. le Dr Bujard, privat-docent et chef de travaux; qu'il nous soit permis de lui exprimer ici notre reconnaissance toute spéciale.

LE SEGMENT BUCCO-ŒSOPHAGIEN

DE

SPELERPES ADSPERSUS, PETERS.

INTRODUCTION

Au cours du voyage d'exploration scientifique qu'il fit en Colombie, en compagnie du Dr Mayor, en 1910, le professeur Fuhrmann a recueilli un grand nombre d'individus de *Spelerpes adspersus*, qu'il fixa aussitôt par de l'alcool à 95°; ils furent déterminés par Peracca[1]. Ils proviennent du haut plateau de Bogota, et surtout de la petite vallée du Rio S. Cristobal (altitude 2600 m. environ).

Le peu de temps dont disposaient les explorateurs ne leur a pas permis de faire des observations suivies sur le mode de vie de ces animaux. Durant le jour, ils se tiennent immobiles sous des pierres; ils ne sortent que la nuit pour chasser les insectes. Leurs mouvements sont très lents, mais cette lenteur dans leurs déplacements est compensée, à la chasse, par une projection extrêmement rapide de leur langue.

On ne sait rien ni de leur mode de reproduction, ni de leur développement.

Spelerpes adspersus, comme tous les Plethodontines, ne possède pas de poumons; cette particularité suffit déjà, à elle seule, à le rendre intéressant; de plus, pourvu comme son congénère européen d'un appareil lingual protractile, à l'aide duquel il capture les Insectes, il excite également par là la curiosité. Aussi, ne saurions-nous assez remercier le professeur Fuhrmann de nous avoir confié son matériel, lorsqu'il nous a conseillé d'entreprendre cette étude.

Le manque de temps ne nous a pas permis de faire une monographie complète de *Spelerpes adspersus;* nous avons limité

[1] Peracca, M. G. *Reptiles et Batraciens de Colombie,* in: Fuhrmann et Mayor, Voyage d'exploration scientifique en Colombie. *Mém. Soc. Sc. nat. de Neuchâtel,* t. V, 1914, p. 96.

notre étude à la région antérieure du corps, et nous décrirons successivement dans cinq chapitres:

I. La morphologie générale de la cavité buccale, du pharynx, et de l'œsophage.

II. La structure histologique de leur muqueuse.

III. La peau.

Dans un IVme chapitre, nous exposerons nos idées sur la respiration des Batraciens apneumones, de *Spelerpes adspersus* en particulier.

Enfin, dans un Vme chapitre, nous décrirons l'anatomie de l'appareil lingual et son mécanisme.

CHAPITRE I

Morphologie du segment bucco-œsophagien.

La forme générale de la portion du canal alimentaire comprise entre le museau et le cardia peut se ramener à celle d'une raquette, dont le manche serait constitué par l'œsophage, l'élargissement par le pharynx et la cavité buccale, le maximum de largeur se trouvant au niveau des commissures.

Le plancher (pl. I, fig. 1) est limité en avant par le rebord du maxillaire inférieur; ce rebord, arrondi et lisse, est peu saillant; les dents du maxillaire inférieur se disposent, immédiatement en arrière de lui, en une seule rangée, continue et régulière; nous en avons compté 48 chez des individus adultes.

Le milieu de la cavité buccale est occupé par le volumineux plateau de la langue *(l.)*, dont les dimensions atteignent, chez les adultes, 5 mm. de longueur sur 3 de largeur. Sur le vivant, il est probable que ces dimensions sont un peu plus grandes, car le plateau est dans un certain état de turgescence qui disparaît à la fixation.

Si on soulève le plateau lingual, on découvre une large et profonde dépression, suivant l'axe médian. La moitié antérieure de cette dépression forme une gouttière arrondie, inclinée d'avant en arrière, déterminée par le piston lingual au niveau de son insertion au plateau.

Dans sa moitié postérieure, la gouttière est fermée en un canal complet par un pont musculaire *(pt.)*, légèrement convexe dorsalement; le bord libre de ce pont est échancré; en arrière il se confond avec la muqueuse de la cavité buccale.

Deux *bombements* longitudinaux flanquent la gouttière médiane; ils sont déterminés par le passage, au-dessous de la muqueuse, des muscles génio-hyoïdiens *(gh.)*.

Immédiatement en arrière des commissures, le canal digestif se rétrécit légèrement: sa paroi est tout à fait unie sur une certaine étendue. Cette plage unie est bientôt interrompue par l'apparition de replis, au niveau desquels le tube digestif se rétrécit fortement: sa section n'est plus que le tiers environ du plus grand diamètre, au niveau des commissures labiales.

La forme de ces replis, leur amplitude et leur étendue, varient suivant le degré de développement des individus.

Chez les jeunes, ayant la moitié de la taille d'un adulte, ces replis présentent un aspect très caractéristique; ils sont au nombre de quatre, à contours arrondis, et délimitent trois profonds sillons: l'un tout à fait médian *(F. tr.)*, les deux autres, latéraux et symétriques. Le premier est évasé dans sa partie antérieure; étroit et profond en son milieu, il s'efface graduellement en arrière. Sa longueur totale ne dépasse pas 7 mm.

La position de ces sillons, telle qu'elle est démontrée par la reconstruction plastique, est des plus significatives:

1° elle est comprise entre deux régions totalement dépourvues de plis;

2° si nous essayons de la situer relativement à la même région topographique chez *Triton alpestris*, nous voyons qu'elle correspond précisément à la région glottique.

Nous avons fait une reconstruction graphique de la muqueuse ventrale du canal digestif antérieur chez *Triton alpestris* (pl. I, fig. 2). La comparaison des fig. 1 et 2 montre que chez *Triton* le segment bucco-pharyngien est relativement allongé, tandis qu'il est plus ramassé chez *Spelerpes adspersus*. Mais, chez les deux espèces, ces sillons correspondent au niveau où le tube digestif se rétrécit brusquement; sur les coupes transversales, ils correspondent à des images topographiques presque identiques, dans la région otique postérieure.

Nous pouvons donc les homologuer avec certitude, et conclure que les jeunes *Spelerpes adspersus* possèdent encore un « *aditus ad laryngem* » rudimentaire, autrement dit: une fente trachéale.

Il serait très intéressant d'étudier, à ce point de vue, le développement larvaire, mais le matériel nous est inaccessible.

Chez les adultes, la disposition que nous venons de décrire perd un peu de sa netteté; cependant, les replis, au nombre de six, dessinent encore un sillon médian assez bien indiqué en avant, et quatre sillons latéraux, deux de chaque côté de lui. Mais ils n'ont nullement l'allure symétrique et régulière qui fait le caractère de ceux des jeunes, et ils ne tardent pas à être confondus avec les replis de l'œsophage qui les continuent directement; cela fait que chez les adultes, ces replis ne se distinguent pour ainsi dire pas de ceux de l'œsophage.

Wilder (47)[1] décrivant le *Plethodon erythronotus* avait fait remarquer déjà la tendance de ce qu'il appelle la fente glot-

[1] Les chiffres placés après les noms d'auteurs renvoient à l'index bibliographique, p. 45.

tique à se confondre avec les replis de la muqueuse œsophagienne. Quant à la signification des sillons qui accompagnent latéralement la fente trachéale, nous pensons qu'il faut la chercher dans l'insertion des muscles respiratoires du pharynx, sur lesquels nous reviendrons quand nous décrirons la structure de la muqueuse.

Nous insistons sur le fait que, chez les jeunes, la fente trachéale est séparée des replis de la muqueuse du cardia par un espace lisse et dépourvu de plis. Chez les adultes, nous avons vu qu'ils sont en continuité immédiate avec eux.

Les replis de l'œsophage sont très élevés, et délimitent des sillons profonds.

Le plafond du segment bucco-œsophagien montre une topographie plus simple que le plancher; examinons-le renversé, comme le montre la figure 3, pl. II.

Antérieurement, sa limite est donnée par le bord de la mâchoire supérieure, que dépasse, en avant, le museau[1]. Nous y voyons, d'avant en arrière, les dents intermaxillaires, *(d. im.)* — au nombre de trois — et les dents du maxillaire supérieur *(dms.)*, — au nombre de quatre de chaque côté; — puis un palier étroit, peu étendu, coupé en arête vive dans la région médiane, et s'atténuant latéralement, en avant des choanes; il est occupé, dans la position naturelle, par le bord antérieur de la màchoire inférieure.

Immédiatement au-dessous de ce palier, sur la ligne médiane, s'ouvre un petit orifice; c'est le débouché du canal excréteur de la glande intermaxillaire *(gl. im.)*. De chaque côté de cet orifice, un peu en retrait de lui, s'ouvrent les choanes *(ch.)*, allongées transversalement, avec une légère obliquité d'avant en arrière.

Du bord externe des choanes, convergeant en arrière vers la ligne médiane, se devinent deux saillies arrondies, peu marquées, dues aux os palatins; la forme de ces saillies est soulignée par une rangée de dents palatines, au nombre de six à huit *(d. pa.)* de chaque côté; on peut la comparer à celle d'un accent circonflexe renversé; l'espace compris entre le circonflexe et le maxillaire supérieur correspond aux vomers.

En arrière des palatins, la charpente du plafond de la cavité buccale est formée par le parasphénoïde, sur la ligne médiane; celui-ci porte un grand placode dentaire *(pld.)*,

[1] Nous n'avons pu retrouver chez aucun individu, même jeune, les tentacules nasaux caractéristiques des jeunes *Spelerpes:* les tubercules qui terminent le museau, immédiatement au-dessous des narines, sont peut-être un reste de ces tentacules, qui disparaîtraient plus tôt chez l'espèce *Spelerpes adspersus?*

dont la forme et la structure seront décrites à propos de la muqueuse.

A partir du milieu des bords du placode, jusqu'aux os palatins, la voûte buccale, non soutenue par des pièces squelettiques, se laisse déprimer par les bourrelets latéraux de la langue *(bl.)*; ces derniers paraissent eux-mêmes formés par la compression qu'exerce le parasphénoïde sur le plateau lingual.

A l'extérieur de ces impressions linguales, les globes oculaires dessinent un bombement volumineux de la voûte buccale *(oc.)*.

La région postérieure correspond exactement, comme forme, à celle décrite au plancher, la fente trachéale en moins; les replis de la muqueuse œsophagienne s'y développent en même temps que sur le plancher. Cela est vrai, du moins, pour les jeunes; chez les adultes, les replis de la muqueuse œsophagienne se dessinent déjà immédiatement en arrière de la fente trachéale.

Wiedersheim (45) a décrit chez *Spelerpes fuscus* un repli très marqué de la muqueuse dorsale, vis-à-vis de la région de la glotte; ce repli, qui lui « rappelle d'une façon remarquable la luette humaine », est dirigé en avant, et pourrait fermer complètement l'entrée de l'œsophage.

Nous avons retrouvé ce même repli chez *Spelerpes adspersus*; peu marqué chez les jeunes, il remplit chez les adultes la lumière du pharynx *(vph.)*; sur les coupes transversales, il peut en imposer pour un dédoublement du pharynx en œsophage et trachée; en effet, cette formation curieuse est en regard de la fente trachéale; ajoutons qu'à ce niveau, l'épithélium est très élevé, plus ou moins fusiforme, tandis qu'au plafond, il est polyédrique et beaucoup plus aplati. Mais cette image ne peut se voir que sur un petit nombre de coupes, la valvule n'ayant guère plus de 3 millimètres de hauteur.

La signification de ce repli est obscure; sa situation, très distante des choanes, ne permet pas, semble-t-il, de l'homologuer à la luette humaine, avec qui la ressemblance que lui trouve Wiedersheim pourrait laisser sous-entendre un rapprochement. Nous l'appellerons *valvule pharyngienne*, sans émettre d'opinion sur sa signification anatomique.

Il est possible que ce soit là une disposition particulière aux Urodèles sans poumons; nous verrons, en effet, que cette valvule marque la fin des incrustations capillaires de la muqueuse pharyngienne; et il se pourrait que sa présence à ce niveau fût en relation avec la fonction respiratoire du segment bucco-pharyngien.

Nous nous bornons à émettre cette supposition, ne voulant pas tirer une conclusion physiologique d'une simple constatation anatomique.

CHAPITRE II

Structure histologique de la muqueuse.

La conformation de la muqueuse buccale des *Spelerpes* n'a pas retenu l'attention des zoologistes ; l'intérêt de la plupart des auteurs qui se sont occupés de ces Salamandrides s'est porté surtout sur le cœur, les vaisseaux et la physiologie de la respiration ; or, cette étude histologique nous a fourni plusieurs observations intéressantes chez *Spelerpes adspersus*.

Wiedersheim (45), décrivant le tractus intestinal de *Geotriton fuscus* dit que « la cavité buccale, le pharynx et l'œsophage possèdent un épithélium cylindrique très élevé, à gros noyaux ovalaires ; les cellules prennent çà et là un aspect fusiforme et portent des cils vibratiles très résistants ».

Nous n'avons pas retrouvé pareille uniformité dans la muqueuse de *Spelerpes adspersus* ; au contraire, l'aspect de l'épithélium varie sensiblement suivant les différents segments ; le passage de l'une à l'autre forme d'épithélium se fait d'une manière graduelle, et chaque forme est localisée en des plages plus ou moins bien délimitées.

A travers ces variations, un caractère commun ressort cependant, et il est très frappant : c'est le faible degré de différenciation des épithélium, et leur épaisseur remarquable. Les cellules de l'épithélium bucco-pharyngien de *Spelerpes adspersus* sont plus volumineuses, leurs contours plus indécis, leurs noyaux plus gros que chez *Triton alpestris;* la structure du protoplasma est aussi plus simple : on n'y voit pas de granulations ni de formations spéciales.

Les profils introduits dans les fig. 1 et 2, pl. I, permettent d'apprécier la différence que présentent, au point de vue de l'épaisseur, l'épithélium de *Spelerpes adspersus* et celui de *Triton alpestris*.

Pour plus de commodité, nous donnerons tout d'abord une indication sommaire des rapports de la muqueuse avec les plans sous-jacents, afin de pouvoir étudier ensuite plus spécialement les épithélium.

Rapports de la muqueuse.

Sur le plancher de la cavité buccale, la muqueuse n'est que la continuation de la peau de la mandibule, sur le bord de laquelle elle est fixée très solidement par un tissu conjonctif dense.

Entre les branches de la mandibule, la muqueuse repose, latéralement, par l'intermédiaire d'une faible couche de tissu conjonctif très riche en vaisseaux sanguins, sur les muscles génio-hyoïdiens (pl. V, fig. 12, *epm.*); au milieu du plancher, elle est, sur un espace étroit, en rapport direct avec le tissu conjonctif de la peau, au chorion de laquelle elle se soude plus ou moins intimement. Plus loin, elle se continue autour du piston de la langue : elle revêt alors l'aspect d'une sorte de gaine séreuse, en se modifiant d'une manière curieuse que nous étudierons à propos de la langue. Sur le pont qui ferme la gouttière du piston, elle repose sur la face supéro-externe des cornes postérieures de l'hyoïde, et, entre ces dernières, sur le muscle du pont (pl. V, fig. 13, *epb.*).

Au niveau de la fente trachéale, apparaît la première tunique musculaire propre du tube digestif, sous la forme du muscle strié que Wilder (48) a décrit comme feuillet musculaire pharyngo-œsophal (pl. V, fig. 14, *fmpo.*). Ce muscle ne fait pas le tour complet du tube digestif, il ne se trouve que sur sa face ventrale ; nous avons déjà vu que son insertion au chorion de la muqueuse peut expliquer les deux plis entre lesquels passe la fente trachéale. Un peu en arrière de la fente trachéale, la tunique se complète dorsalement, et nous avons 2 muscles : un dorsal et un ventral, s'insérant, comme 2 sangles distinctes, par leurs extrémités, sur 2 raphés latéraux que Wilder homologue a priori au quatrième épibranchium.

Pour nous, ce raphé, qui est d'ailleurs très peu marqué, du moins chez notre espèce, a la même signification que ceux sur lesquels s'appuient les sphincters et les orbiculaires chez les autres Vertébrés. D'ailleurs, un raphé tout à fait analogue à celui-ci se trouve dans le pharynx des Mammifères.

La tunique musculaire possède, outre ces muscles circulaires, une mince couche de fibres striées longitudinales internes. L'importance de la musculature diminue à mesure que l'on se rapproche de l'estomac, où elle est relativement mince.

Un fait digne de remarque est la présence de fibres striées

jusqu'au tiers antérieur de l'estomac. Le mode d'alimentation[1] est probablement pour quelque chose dans cette particularité; et celle-ci serait peut-être à rapprocher du fait que la musculature de l'œsophage est striée jusqu'au cardia chez certains Mammifères (tels que les chiens) qui avalent des aliments volumineux et durs; la striation de la musculature d'une partie de l'estomac chez *Spelerpes adspersus* ne serait ainsi que l'expression particulière d'un phénomène d'adaptation général.

Au plafond de la cavité buccale, la muqueuse adhère très fortement aux pièces osseuses sous-jacentes; sur le bord postérieur des vomers, on la voit pénétrer dans les choanes, accompagnée d'une riche vascularisation; dans l'espace compris entre la branche postérieure du maxillaire supérieur, les processus ptérygoïdes et le sphénoïde, espace occupé par l'œil, la muqueuse possède un chorion très épais. Quant au segment situé en arrière de la valvule, sa structure est identique à celle de la portion ventrale.

Structure de l'épithélium.

Dans son ensemble, l'épithélium bucco-pharyngien du *Spelerpes adspersus* montre une tendance à s'élever au fur et à mesure que l'on se rapproche de la fente trachéale, où il atteint son maximum d'élévation.

Sur le bord des mandibules, il est pavimenteux stratifié, à trois ou quatre assises de cellules et continue directement l'épithélium cutané.

Sur le plancher, immédiatement en dedans des formations dentaires, cet épithélium pavimenteux passe sans transition à un épithélium cilié, qui s'étend sur la partie antérieure, jusque dans la région commissurale. On y compte trois à quatre assises cellulaires; les cellules de l'assise superficielle sont prismatiques allongées, surmontées d'un plateau porteur de cils vibratiles très apparents; immédiatement en avant du plateau lingual, elles deviennent massuées, et conservent leurs cils vibratiles (pl. III, fig. 6); les assises profondes sont formées de cellules à contours indistincts, plus ou moins polyédriques.

En arrière des commissures, dans la gouttière qui reçoit, à l'état de repos, le piston de la langue, les cils vibratiles disparaissent peu à peu; les cellules de l'assise supérieure restent massuées, avec une tendance de plus en plus marquée

[1] Nous avons trouvé dans l'estomac d'un *Spelerpes adspersus* adulte un Coléoptère à carapace chitineuse très épaisse, et de plus d'un centimètre de longueur.

vers l'allongement à mesure que l'on se rapproche de la fente trachéale; dans cette région, on n'observe plus qu'une toute petite bande ciliée longitudinale, sur les bords de l'arrière-cavité buccale, au niveau des replis latéraux de la muqueuse.

Le chorion de la muqueuse du plancher est très riche en vaisseaux sanguins; l'épithélium repose sur un réseau vasculaire très dense, et il est pénétré par des expansions capillaires de ce dernier. Nous décrirons spécialement plus loin, cette « vascularisation » de l'épithélium.

Au plafond de la cavité buccale, l'épithélium cilié forme une plage bien délimitée, immédiatement en avant des premières dents du parasphénoïde, jusqu'aux dents maxillaires et intermaxillaires; l'ouverture des choanes est comprise dans cette zone, et l'épithélium cilié pénètre dans leur cavité. A partir du commencement du placode dentaire du parasphénoïde, les cellules superficielles tendent à s'arrondir à leur extrémité; mais une bande ciliée persiste latéralement jusqu'à la fin du placode dentaire du parasphénoïde.

L'épithélium du plafond de la cavité buccale est partout pénétré, comme au plancher, par des capillaires sanguins très abondants (pl. III, fig. 7). Dans son ensemble, il se distingue de l'épithélium du plancher par un aplatissement plus marqué de ses cellules et une moindre épaisseur.

L'épithélium a son maximum d'épaisseur au niveau de la fente trachéale; les cellules y sont très étroites, filiformes, et occupent presque toute la hauteur de l'épithélium; l'œsophage ne possède plus qu'une à deux assises de cellules en forme de massue; nulle part, dans tout le segment antérieur du tube digestif, les cellules caliciformes ne sont aussi nombreuses que chez *Triton*; on en trouve çà et là dans l'épithélium buccal, au niveau de la couche moyenne de l'épithélium. A tous les niveaux, on observe dans l'épithélium de nombreuses figures de caryocinèse.

Avant de passer à la description de la vascularisation des épithélium, nous aimerions dire quelques mots sur les formations dentaires.

L'étude des dents des Amphibiens a été extrêmement bien faite par O. Hertwig (22-23), de sorte que nous pouvons nous dispenser de décrire en détail leur structure; ce sont de petits cônes de dentine bicuspidés, correspondant en tous points à la description qu'en a donnée Hertwig. Mais il y a un point sur lequel nous voulons insister avec lui: les dents ont des rapports beaucoup plus importants avec l'épithélium qu'avec le tissu conjonctif de la muqueuse.

La formation la plus intéressante est le placode dentaire du parasphénoïde (pl. II, fig. 3, *pld.*) : c'est une plaque de tissu osseux spongieux, criblée de trous, apposée au parasphénoïde, et soulevée à des intervalles réguliers en des socles qui portent les couronnes des dents; celles-ci se développent dans des invaginations de l'épithélium buccal; tout le long des bords du placode, ces invaginations dessinent une sorte de mur dentaire faisant, qu'au total, le placode est enchâssé dans un repli dorsal de la muqueuse (pl. V, fig. 13, *md.*). Les dents du parasphénoïde n'ont pas une répartition quelconque; elles sont disposées en rangées régulières dessinant des chevrons à angle très ouvert; leur pointe, double, fait une très légère saillie dans la muqueuse. Nous avons compté jusqu'à 91 dents chez un adulte.

Un fait est remarquable, c'est que les dents ne sont pas portées directement par le parasphénoïde : elles s'élèvent sur un socle d'os spongieux qui paraît manifestement formé par la soudure des plaques basales des dents.

Vascularisation de l'épithélium.

Wilder (47) a été le premier, en 1893, à signaler l'existence de Batraciens sans poumons; il concluait de ses premières observations que « l'existence de tels animaux n'est possible qu'en admettant qu'ils soient capables de pourvoir au besoin d'oxygène par un mode autre que le mode ordinaire : qu'ils ont une respiration cutanée, alliée, probablement, à la respiration par la muqueuse intestinale ».

Mais c'est Bethge (3) qui, le premier, en 1898, a constaté la pénétration des capillaires sanguins dans l'épithélium de la cavité buccale de *Spelerpes fuscus*. Il décrit avec beaucoup de détails la vascularisation de l'épithélium bucco-œsophagien de cette espèce, « qui possède, dit-il, un réseau capillaire avec des renflements singuliers, donnant à ces capillaires une apparence variqueuse; ces renflements pénètrent jusque dans la couche superficielle de l'épithélium ». L'injection de masses colorées dans le système circulatoire lui permet de préciser les aires vasculaires des épithélium et les dimensions des capillaires[1].

De son côté, Maurer (34), en 1898, découvre avec surprise

[1] Langer (27) avait déjà vu de tels renflements dans les capillaires de la cavité buccale et de l'œsophage chez la Grenouille, mais sans parler de leur relation avec la muqueuse : il se bornait à présumer que les renflements pénètrent très haut dans la muqueuse.

des capillaires intraépithéliaux dans la peau de jeunes Anoures, à la fin de la période larvaire.

En 1900, Anne-Ida Barrows (2) renouvelle les observations de Bethge chez *Desmognathus fusca.*

Tous ces auteurs insistent sur un fait, qui est fondamental : la pénétration des capillaires sanguins dans l'épaisseur de l'épithélium. Ce fait de la vascularisation d'un épithélium est en effet bien propre à retenir l'attention ; c'est là un phénomène rare, et si peu entré encore dans la conception que l'on se fait d'un épithélium, qu'à notre connaissance il n'est signalé dans aucun traité général d'histologie.

Ajoutons que Mojsisovics (36) l'a constaté dans le revêtement cutané de certaines espèces de Lombricinées. Gad décrit, en 1890, des capillaires sanguins dans l'épithélium du plancher du IVme ventricule chez le Crapaud ; la même année, Laguesse en observe dans l'épithélium intestinal de *Protopterus,* et Ranvier découvre un réseau capillaire dans la *Stria vascularis* du canal cochléaire du Cochon d'Inde.

Mais il est un point qui n'a pas été relevé jusqu'ici et sur lequel, avant toutes choses, nous tenons à insister : chez les Batraciens, les capillaires sont au contact direct des cellules épithéliales, sans l'intermédiaire d'un périthélium ; les cellules épithéliales sont appliquées directement sur la paroi endothéliale des capillaires. Nous pensons que ce fait est d'une importance capitale dans l'interprétation physiologique de ces capillaires. Disons tout de suite qu'il ne s'agit pas, chez *Spelerpes adspersus,* d'un véritable réseau capillaire intraépithélial, mais de culs de sac vasculaires incrustés entre les cellules. Nous reviendrons sur ce fait dans le chapitre qui traite de la respiration.

Il ne nous a pas été possible de pratiquer des injections de masses colorées dans le système circulatoire, tout notre matériel ayant été fixé ; c'est très regrettable, car il nous paraît y avoir des divergences assez notables entre l'étendue des zones vascularisées que décrivent les auteurs précités, et nos propres observations ; peut-être ces divergences ne sont-elles qu'apparentes, et dues à la signification imprécise qui est donnée par les différents auteurs au mot œsophage.

Sur les coupes sériées, à 10 μ d'épaisseur, les capillaires de la muqueuse ne se voient pas toujours nettement ; on n'a, pour les déceler, que la présence des hématies, reconnaissables à leur noyau ovalaire allongé, très fortement coloré, entouré d'une mince zone de protoplasma presque incolore, et les noyaux des cellules endothéliales, quand ils sont intéressés

par la coupe ; en revanche, sur les coupes épaisses, les images des capillaires se lisent beaucoup plus facilement.

Les coupes paramédianes sont les plus favorables à l'observation, car elles atteignent les vaisseaux dans une direction plus longitudinale.

La répartition du réseau capillaire n'est pas uniforme : ce réseau est extrêmement dense dans la zone ciliée du plafond buccal ; les capillaires forment là une nappe presque ininterrompue, incrustée entre les pieds des cellules irrégulièrement polyédriques de la couche basale. Nous voyons ces capillaires pousser des prolongements sacciformes entre les cellules de la couche moyenne, et s'introduire jusqu'à la base des cellules prismatiques ciliées, ainsi que l'avait déjà montré Anne Barrows (2) chez *Desmognathus* (pl. III, fig. 7). D'assez larges espaces intercellulaires aboutissent à ces prolongements capillaires, mettant ces derniers en rapport direct, pour ainsi dire, avec la surface de l'épithélium. Dans les fig. 6 et 7, pl. III, ces espaces sont très larges ; il est très possible qu'ils aient été exagérés par un artifice de technique.

Ce réseau se continue en arrière, avec une densité un peu moindre, jusqu'à la valvule pharyngienne ; nous le retrouvons même sous l'épithélium qui recouvre le placode dentaire du parasphénoïde ; à partir de la valvule, les incrustations capillaires se font de plus en plus rares, et dans l'œsophage, on ne voit plus que quelques capillaires sporadiques sous la couche basale.

En revanche, nous retrouvons ce réseau, avec un développement égal à celui qu'il présente dans la partie antérieure du plafond buccal, sur tout le plancher, sauf dans la région médiane où repose le piston lingual ; la pénétration des capillaires dépasse rarement, en dehors de la zone ciliée, les cellules de la couche moyenne de l'épithélium (pl. III, fig. 5 et 6). Les dernières incrustations se voient à l'entrée de la fente trachéale. En arrière de la fente, dans l'œsophage, les capillaires sont rares, et ils ne pénètrent pas au-delà des cellules de la couche basale ; on ne peut donc plus parler, à ce niveau, d'une véritable vascularisation de l'épithélium.

L'importance du réseau vasculaire du tube digestif de *Spelerpes adspersus* cesse donc à partir du pharynx.

(Nous appelons pharynx la portion du tube digestif comprise entre le quart postérieur du placode dentaire du parasphénoïde et la fente trachéale ; l'œsophage est limité, dès lors, au court segment qui va de la fente trachéale aux premières glandes de l'estomac.)

En résumé, l'épithélium est vascularisé au maximum dans la cavité buccale, exception faite du placode dentaire du paraphénoïde, au niveau duquel l'épithélium n'est pas fortement pénétré par les capillaires; il l'est moins dans le pharynx; et on ne peut plus parler de vascularisation de l'épithélium dans l'œsophage.

Chez les jeunes individus, il faut remarquer que la vascularisation des épithélium est beaucoup moins développée.

Nous exposerons, dans un chapitre spécial, nos idées sur la signification fonctionnelle de cette « vascularisation ».

Glandes de la cavité buccale.

Nous avons déjà vu plus haut que les cellules caliciformes sont rares; peut-être le sont-elles moins, en réalité, que nous ne l'avons observé, car il n'est pas impossible que la fixation ait été quelque peu défectueuse à leur endroit. Quand nous avons pu les reconnaître avec certitude, elles occupaient toujours la partie moyenne de l'épithélium, et étaient très volumineuses; leur noyau a la forme d'une cupule et pourrait être confondu facilement, si ce n'étaient ses dimensions beaucoup plus grandes, avec le noyau d'une cellule endothéliale.

Si les cellules caliciformes sont peu nombreuses, en revanche la glande intermaxillaire atteint un développement qu'on ne lui trouve pas chez le *Triton alpestre*. Elle occupe tout le cavum intermaxillaire (pl. V, fig. 12, pl. VI, fig. 16, *glim.*), d'où elle déborde, en avant, jusqu'à la peau du museau, et, dorsalement, jusqu'à la hauteur des narines. C'est une glande ramifiée, se rapprochant beaucoup du type tubulo-acineux; les cavités sécrétantes sont enveloppées d'une atmosphère légère de tissu conjonctivo-vasculaire; les coupes les montrent formés de cellules à protoplasma sombre, finement granuleux, avec un noyau sphérique, volumineux, occupant leur base. Leur produit de sécrétion, dont nous ignorons totalement la nature, est collecté par un canal qui débouche dans la cavité buccale, entre les vomers (pl. II, fig. 3, *glim.*).

CHAPITRE III

La peau.

Le revêtement cutané de *Spelerpes adspersus* est entièrement lisse ; on n'y voit aucune saillie, aucune émergence des glandes cutanées. Un seul repli se remarque, chez tous les individus fixés, sur la face ventrale, à l'insertion de la tête au tronc. La queue, cylindrique, porte quelques replis circulaires lui donnant un aspect annelé. La couleur, chez les individus vivants, est, selon les indications que nous a fournies M. le professeur Fuhrmann, d'un beau noir. Chez les individus fixés, la teinte générale de la peau est un brun très foncé, presque noir, sur tout le dos ; quelques petites marbrures gris-clair se voient çà et là. Le ventre est de teinte pâle, grisâtre.

Les coupes (pl. IV, fig. 10) montrent un épithélium pavimenteux stratifié assez épais. On y compte deux à trois assises de cellules, sauf dans les régions cervicale et cloacale, où elles se réduisent à deux assises, et même à une seule ; nous verrons plus loin que dans ces régions, les capillaires cutanés ne sont parfois séparés de la surface que par une seule couche de cellules épithéliales très aplaties. Les noyaux de toutes ces cellules sont volumineux et ont un aspect vacuolaire : la chromatine est, en effet, condensée en un amas au pôle profond du noyau, tandis que tout le reste est formé d'un protoplasma très clair, peu coloré, contenant quelques granulations. Une cuticule relativement épaisse, — assez épaisse pour constituer un obstacle au « microtomage » fin — surmonte tout l'épithélium cutané ; elle est formée de cellules polygonales, à noyau très aplati ; cette cuticule représente la couche de desquamation dont l'animal se dépouille lors des mues périodiques. L'épaisseur totale de l'épithélium cutané est de 35 à 40 μ. Elle est sensiblement plus forte que celle de *Triton alpestris,* chez qui nous avons mesuré 24 μ en moyenne.

De l'épithélium dépendent les glandes cutanées, nombreuses, enfoncées dans l'épaisseur du derme, et débouchant à l'extérieur chacune par un court canal. Nous n'avons vu nulle part de mamelons ou de soulèvements de la peau à leur niveau, comme c'est le cas chez *Salamandrina perspicillata* ou chez les Anoures. Nous décrirons à part ces glandes, ne voulant pas séparer le principal organe respiratoire de son support conjonctivo-vasculaire.

L'épithélium cutané repose sur une couche de tissu con-

jonctif d'épaisseur variable, suivant les régions. A la tête, il est soutenu par un chorion dense, et adhère très fortement aux pièces osseuses sous-jacentes; partout ailleurs, sauf dans la région abdominale, la peau adhère aux muscles sous-jacents, de telle manière qu'on ne peut presque pas l'en séparer; l'adhérence est particulièrement forte au plancher de la cavité buccale, le long de la colonne vertébrale, et sur toute l'étendue de la queue.

Sur toute la longueur du corps, du museau à l'extrémité de la queue et des pattes, le chorion amène à l'épiderme un riche réseau vasculaire; les vaisseaux se disposent entre les glandes, au contact immédiat de l'épithélium, dans lequel ils paraissent s'enfoncer (pl. IV, fig. 10); l'épithélium est en effet plus mince, à leur niveau, mais nous n'avons vu que très rarement les incrustations capillaires pénétrer jusqu'au voisinage de la cuticule, ainsi que l'ont observé FUHRMANN (17) chez les *Thyphlonectes,* P. et F. SARRASIN (40) chez *Ichthyophis,* DESPAX (12) chez l'*Euprocte des Pyrénées*. Chez *Spelerpes adspersus*, cette disposition ne s'observe que dans la peau de la région cloacale et des parties latérales du cou.

Les capillaires sont nus et entourés de pigment, surtout abondant dans la partie qui est en rapport avec le chorion; les cellules épithéliales s'appliquent immédiatement sur eux, comme nous l'avons vu pour les capillaires de la cavité buccale.

Leurs dimensions sont assez constantes. Leur diamètre varie entre 24 et 32 μ[1]; il atteint 48 à 50 μ au niveau des renflements qu'il porte de distance en distance. Ces renflements, signalés pour la première fois par BETHGE (3), sont identiques, comme forme et comme disposition, à ceux que présente le réseau capillaire de la muqueuse buccale, mais ils n'atteignent pas les dimensions qu'on observe dans cette dernière région.

Le *chorion* lui-même est formé de cellules et de fibres conjonctives. On peut y distinguer trois couches: une interne, la plus épaisse, formée de fibres conjonctives collagènes, stratifiées en une lame compacte bien individualisée (pl. IV, fig. 10, *chi.*); de cette couche partent des faisceaux dans deux directions opposées; les unes se rendent en profondeur, au tissu conjonctif des formations squelettiques et musculaires voisines, les autres gagnent directement la couche moyenne, qu'ils traversent perpendiculairement, et s'épanouissent graduellement dans la couche externe (pl. IV, fig. 10, *as.*).

Dans la couche moyenne (pl. IV, fig. 10, *chm.*), sont incluses

[1] Chez *Triton alpestris,* il est de 16 μ en moyenne.

les glandes cutanées; cette couche, beaucoup moins épaisse que la première, est formée de fibres collagènes enchevêtrées en un réseau irrégulier, dont la structure est rendue confuse par les nombreuses accumulations de pigment déposées à ce niveau. Enfin, la couche externe (pl. IV, fig. 10, *chs.*), sur laquelle repose l'épithélium, est constituée par une lame de fibres collagènes stratifiées; c'est elle qui forme le squelette mou du système vasculaire cutané.

Glandes cutanées.

A part une différenciation intéressante dans la peau de la tête, les glandes cutanées de *Spelerpes adspersus* sont d'une remarquable uniformité, aussi bien au point de vue de leur structure histologique qu'au point de vue de leur répartition.

Glandes du tronc. — (Pl. IV, fig. 10.) *Spelerpes adspersus* ne possède pas de glandes cutanées unicellulaires; toutes sont pluricellulaires. Ce sont des glandes assez régulièrement sphériques; leur pôle oral est situé immédiatement au-dessous de l'épithélium cutané, que traverse leur canal excréteur; le corps des glandes gît dans l'épaisseur de la couche moyenne du derme; il est entouré de pigment plus ou moins dense *(p.)*; le réseau capillaire cutané tisse ses mailles entre leur pôle superficiel et l'assise la plus profonde de l'épiderme. Réparties uniformément sur toute l'étendue de la peau, elles sont de dimensions variables, selon la phase physiologique dans laquelle la fixation les a surprises; les unes sont petites, d'un diamètre de $0^{mm},06$ environ (A); elles possèdent une cavité de sécrétion nettement dessinée, et délimitée par des cellules nombreuses, à noyaux petits; les cellules contiennent des granulations très fines, transparentes, légèrement colorées en rose par la picrofuchsine. Les autres sont beaucoup plus volumineuses; elles atteignent un diamètre de $0^{mm},13$ (C). Leur lumen est entièrement obstrué, soit par les cellules sécrétantes, démesurément bourrées de grains de sécrétion, soit par des débris de ces cellules en voie de désagrégation. Leurs noyaux sont énormes. Au pôle oral, sont tassées quelques petites cellules ne renfermant aucune sécrétion.

Entre ces deux dimensions extrêmes, on peut voir tous les intermédiaires; en effet, nous sommes ici en présence de deux phases de l'activité glandulaire; les grosses glandes sont les glandes âgées, arrivées au terme de leur évolution physiologique; les plus petites sont de jeunes glandes, qui ne font que

commencer leur fonction ; entre les deux se placent les éléments dont l'évolution est plus avancée que celle des dernières.

Les éléments cellulaires qui constituent ces glandes ont tous une origine identique : ils sont fournis par une prolifération de l'épithélium cutané ; disposés tout d'abord à la naissance du canal excréteur, ils passent peu à peu à la périphérie de la glande et deviennent éléments glandulaires. Ce sont ces cellules que l'on voit, dans les glandes âgées, tassées au pôle oral, et que HEIDENHAIN (21) a appelées *Kiemenzellen* (K et K'). Le mode de sécrétion étant du type holocrine, au fur et à mesure que s'opère la fonte des cellules remplies de granulations — *cellules géantes de Leydig* (L) —, les Kiemenzellen (cellules de remplacement) tendent à reconstruire une nouvelle cavité sécrétante. Les processus de destruction et de régénération ayant lieu simultanément dans une même glande, on peut voir, dans une série de coupes, les deux phases se chevaucher : au fond de la glande, on observe des cellules âgées, non encore éliminées, et remplissant tout le fond ; au pôle excréteur, des cellules jeunes, qui reforment une cavité sécrétante. Quand les dernières cellules âgées ont été évacuées, il ne reste plus qu'une petite cavité sécrétante, tapissée de cellules jeunes.

Nous n'avons pas fait de colorations spéciales des grains de sécrétion. Dans les coupes colorées à la picrofuchsine, la sécrétion à son premier stade se montre sous forme de granulations très fines, transparentes, et ayant pris une très légère teinte rosée ; dans les cellules âgées, les granulations sont très volumineuses, sphériques, en nombre énorme, et de coloration jaune. Ce sont ces dernières granulations qui dominent dans les cellules géantes de LEYDIG ; cependant, on y voit parfois quelques cellules géantes à gros noyau, avec une sécrétion pâle et transparente. Celles-ci correspondraient aux cellules à sécrétion muqueuse, tandis que les autres seraient des cellules à sécrétion venimeuse, conformément aux deux types établis par NICOGLU (38).

Nous avons pu reconnaître avec certitude, sur quelques coupes, des fibres musculaires lisses appliquées contre les glandes ; mais ces éléments sont, en général, très difficilement visibles.

Glandes cutanées de la tête. — Elles ont exactement la même structure et la même disposition que celles du tronc, dont elles ne se distinguent que par leurs dimensions légèrement plus grandes.

Parmi elles, un groupe de glandes mérite une description spéciale; c'est celui qui est massé dans la peau du plancher de la cavité buccale, immédiatement en arrière de la symphyse mentonnière. Chez certains individus, la peau le laisse transparaître sous forme d'une tache claire, à contour plus ou moins régulièrement circulaire (pl. II, fig. 4, *glm.*). Sur les coupes (pl. IV, fig. 9), on aperçoit une série de cavités sécrétantes sacciformes, à grand axe dirigé perpendiculairement à la peau; chacune de ces glandes débouche dans l'épiderme par un canal excréteur propre. Le contour des cavités de sécrétion est dessiné par les noyaux des cellules sécrétantes, noyaux de petite taille, de forme très irrégulière, et fortement colorés. Les cellules glandulaires sont allongées vers la lumière de la glande; leurs limites sont marquées par une ligne très réfringente; elles sont bourrées de grains de sécrétion extrêmement fins, transparents, presque incolores. L'aspect général de ces glandes ne saurait être mieux comparé qu'à celui d'un morceau de verre dépoli craquelé.

Entre les cavités sécrétantes, quelques fibres conjonctives, de nombreux capillaires, accompagnés de pigment; çà et là, en cherchant attentivement, on trouve une fibre musculaire lisse, à gros noyau allongé, tendue sur la glande suivant son grand axe (pl. IV, fig. 9, *m.*).

La forme de cette glande rappelle celle de la glande parotidienne de *Salamandra maculosa*; mais son développement est ici beaucoup plus considérable, et, de plus, sa situation est très différente; Wiedersheim a proposé de l'appeler *glande sous-maxillaire;* sa position ne justifie pas cette dénomination, car la glande sous-maxillaire est située dans l'angle de la mâchoire inférieure, chez les Vertébrés qui en possèdent une. Nous proposons de l'appeler groupe mentonnier des glandes cutanées, ou, plus simplement, *glande du menton,* sans chercher à tout prix à l'homologuer à des formations glandulaires d'autres Vertébrés.

Nous ne sommes pas d'accord non plus avec Wiedersheim, quant à la fonction présumée de cette glande; cet auteur veut y voir un organe annexé à la langue; son produit de sécrétion, qui serait irritant, jouerait un rôle dans la capture des Insectes; et il se demande si l'animal enduit d'abord sa langue du produit de sécrétion, pour le projeter ensuite sur la proie visée, ou si le liquide sécrété n'est pas, plutôt, projeté en même temps que la langue sur la proie[1].

[1] *Loc. cit.*, p. 180.

Ces deux processus nous sont également inconcevables; les canaux excréteurs débouchent, en effet, perpendiculairement à la peau (pl. IV, fig. 9, *ca.*); à elle seule, la direction de ces canaux exclut donc la possibilité d'une projection de liquide dans le sens où se fait la protraction de la langue, puisque celle-ci se fait parallèlement à l'axe du corps. En outre, il est absolument impossible à l'animal de passer sa langue sous son menton, portée qu'elle est par un axe rigide.

Il faut, pour que Wiedersheim ait ainsi compris la fonction de cette glande, qu'il n'ait pas vu les canaux excréteurs déboucher à l'extérieur, et qu'il ait considéré la glande du menton comme appartenant à la cavité buccale. Cela expliquerait en même temps pourquoi Wiedersheim l'a nommée sous-maxillaire, malgré la différence des rapports topographiques qu'elle présente avec cette dernière.

Il nous paraît logique d'attribuer à cet organe non pas un rôle offensif, mais un rôle défensif. On sait en effet que certains animaux, tels que les Ophidiens, qui font des Batraciens leurs proies, ont coutume de les saisir par la tête. Si le produit de sécrétion de la glande du menton a réellement une action irritante, et s'il est, de plus, venimeux, comme c'est le cas chez *Spelerpes fuscus,* il pourrait, en s'écoulant dans la bouche de l'agresseur, causer à ce dernier du dégoût et lui faire rejeter sa proie. La glande du menton constituerait ainsi un excellent organe de défense.

Ne sachant rien de la nature du sécrétat de cette glande, nous devons nous borner à émettre cette idée sans pouvoir la démontrer.

En ce qui concerne le développement des glandes cutanées, nous n'avons pu tirer que des renseignements fort incomplets du matériel dont nous disposions; ils nous ont été fournis par une série de coupes médianes d'un jeune individu, d'une longueur de deux centimètres environ (longueur mesurée du museau à la naissance de la queue).

C'est à la tête qu'apparaissent en premier lieu les glandes cutanées; à ce stade de deux centimètres, elles sont déjà en activité sécrétoire, aussi bien sur la partie dorsale que sur la partie ventrale. Dans cette dernière région, il est intéressant de noter que le groupe mentonnier ne se différencie pas encore des glandes cutanées des autres parties du corps; ce n'est que plus tard que ses cavités sécrétantes prennent une forme ellipsoïde, et que leur mode de sécrétion varie. La glande du menton n'est donc pas autre chose qu'une glande cutanée ordinaire qui a évolué d'une manière particulière, et dont le mode de sécrétion a changé l'aspect.

Sur le dos, on voit l'ébauche de nombreuses glandes, très aplaties, et comme étalées en surface; quelques-unes possèdent déjà une cavité de sécrétion bien délimitée.

A la face ventrale du corps, aucune glande n'est encore développée; mais on voit çà et là des cellules épithéliales proliférées de l'épiderme, restant très près de lui, et encerclées de pigment. C'est peut-être là le premier stade de la formation de ces glandes. Nous n'avons pu poursuivre avec plus de détails le processus de leur développement.

CHAPITRE IV

Considérations sur la respiration des Salamandrides apneumones, de Spelerpes adspersus en particulier.

N'ayant eu entre les mains que des animaux fixés, nous ne pouvons tirer, de l'étude de leurs tissus, des conclusions rigoureuses quant à la valeur relative des différents lieux d'hématose; mais en comparant les observations des auteurs qui ont étudié les Salamandrides apneumones, et les nôtres propres, nous pouvons arriver à des conclusions approchées.

Il est généralement admis que la cavité buccale, le pharynx, et même, chez certaines espèces, l'œsophage, sont le siège d'une hématose, dont la valeur n'a pas encore été déterminée avec précision jusqu'à aujourd'hui, puisqu'en somme l'existence même d'un échange d'oxygène et de gaz carbonique entre le sang et l'air, au niveau de ces régions, n'a pas été démontrée avec une certitude absolue.

Camerano (10) est le premier qui tenta des expériences sur *Spelerpes fuscus* et *Salamandrina perspicillata*.

Ayant immobilisé le plancher de la cavité buccale de ces animaux, puis obturé, au moyen d'un corps gras, la fente buccale et les ouvertures nasales, il amena leur mort au bout d'une vingtaine d'heures; les expériences avaient lieu à l'air libre, et à une température oscillant entre +15° et +24°.

Camerano en conclut que « chez *Salamandrina perspicillata* et *Spelerpes fuscus,* la respiration pulmonaire est remplacée par la respiration bucco-pharyngienne, et que, par conséquent, la respiration cutanée n'est d'aucun secours efficace ».

Cette conclusion nous paraît mal fondée; en effet, les expé-

riences de Camerano sont critiquables à plusieurs points de vue. Tout d'abord, les animaux étaient soumis à une température trop élevée ; Goggio (18), expérimentant sur les mêmes espèces et de la même manière, mais à une température de + 11° à + 12° seulement, put maintenir des *Spelerpes fuscus* en vie pendant 15 jours, par le seul secours de la respiration cutanée. De plus, Camerano n'a pas fait l'expérience inverse, qui aurait consisté à empêcher la respiration cutanée, en ne permettant que la respiration bucco-pharyngienne.

D'accord avec Bethge (3), Seelye (44) et Anne Barrows, nous pensons donc que la conclusion de Camerano est à rejeter définitivement.

Bethge a déjà critiqué les conclusions de Marcacci (35), tendant à attribuer à la respiration bucco-pharyngienne une importance beaucoup plus grande qu'à la respiration cutanée. Nous sommes du même avis que Bethge, relativement à cette conclusion, qui repose sur une interprétation erronée de dosages de CO_2.

Les expériences de Seelye et Anne Barrows (44) sur *Desmognathus fusca* furent menées d'une manière plus rationnelle que celles des auteurs précités, car elles portèrent successivement sur la perméabilité, aux vapeurs de chloroforme, de l'épithélium cutané et de l'épithélium bucco-pharyngien. De plus, un Urodèle pulmoné était soumis aux mêmes épreuves, comme témoin. Ces expériences consistaient à enfermer, durant un temps déterminé, tantôt la tête, tantôt le corps de ces animaux, dans un tube de verre contenant des vapeurs de chloroforme.

Mais ces expériences ne fournissent pas une appréciation quantitative définie de la valeur respiratoire du segment bucco-pharyngien, relativement à celle de la peau. Elles démontrent seulement que, d'une part, l'absorption des vapeurs de chloroforme par le segment céphalique est plus intense chez un Urodèle pulmoné que chez *Desmognathus,* et, d'autre part, que la peau de *Desmognathus* est sensiblement plus perméable que la peau d'une espèce pulmonée.

Il y a, en outre, dans la première série d'expériences, une cause d'erreur appréciable, provenant du fait que le *Desmognathus* dont on engage la tête dans un tube de verre renfermant des vapeurs de chloroforme, absorbe ces vapeurs par la peau de la tête en même temps que par la muqueuse bucco-pharyngienne; or cette absorption cutanée n'est nullement à négliger, la peau de la tête étant richement vascularisée, et son aire, supérieure à celle de la muqueuse de la bouche et du pharynx.

Cela fait, qu'en définitive, la respiration bucco-pharyngienne n'est pas rigoureusement démontrée.

Dans cet ordre de faits, ce sont les expériences de Klug (26), sur le Crapaud, qui fournissent les renseignements les plus précis, car Klug dose, au moyen d'eau de baryte, le CO_2 exhalé par la peau d'une part, et, d'autre part, celui qui est fourni par la respiration pulmo-bucco-pharyngienne.

Klug trouve ainsi que le rapport de la respiration pulmo-bucco-pharyngienne à la respiration cutanée est de 1 à 3. Ce résultat est intéressant, encore que l'on puisse reprocher à Klug de n'avoir pas retranché, dans son calcul, le CO_2 exhalé par la peau de la tête seule; mais il a été obtenu chez un Crapaud, et n'est pas d'un secours immédiat dans la question qui nous occupe.

Toutefois, si l'on tient compte du fait démontré par Dissard (16): que les échanges respiratoires des Batraciens ont leur minimum d'intensité en milieu liquide, et leur maximum dans l'air; et de celui démontré par Paul Bert : que les Grenouilles privées expérimentalement de leurs poumons se maintiennent vivantes dans l'eau pendant un temps très long, on peut conclure, logiquement, que les poumons des Batraciens à vie aquatique sont plus des organes hydrostatiques que des organes d'hématose; (cela est d'ailleurs confirmé par la structure largement vacuolaire de ces poumons). Dès lors, il paraît très probable que la muqueuse bucco-pharyngienne entre pour une part dans la production du CO_2 mesurée par Klug.

Il serait cependant nécessaire de répéter les expériences de Klug un grand nombre de fois chez différentes espèces d'Urodèles, et particulièrement chez les Urodèles apneumones.

Ces expériences présentent des difficultés techniques très grandes, mais qui ne sont pas insurmontables, et ne manqueront pas d'exciter l'ingéniosité des physiologistes.

Plusieurs faits de structure créent une très forte présomption en faveur de la respiration bucco-pharyngienne chez les Urodèles apneumones. Ce sont :

1o la persistance de l'artère pulmonaire, se ramifiant dans la muqueuse du tube digestif;

2o la persistance des muscles respiratoires décrits par Wilder (49), muscles constricteurs et dilatateurs du pharynx;

3o la mobilité du plancher de la cavité buccale, et les mouvements de va et vient de ce plancher, rendant possible la ventilation de la cavité; de plus, les Salamandrides apneumones,

comme les Urodèles pulmonés, possèdent un appareil musculaire spécial, annexé aux narines, et fonctionnant comme obturateur et dilatateur des narines[1];

4° enfin, l'existence d'un réseau capillaire très dense, au contact immédiat de la couche basale de l'épithélium bucco-pharyngien.

En décrivant ce réseau à propos de la structure de l'épithélium, nous avons laissé volontairement de côté un point intéressant, sur lequel nous aimerions nous arrêter d'une manière toute particulière.

Tous les auteurs qui ont étudié les Batraciens au point de vue de la respiration sont unanimes à parler d'un *réseau capillaire intra-épithélial* dans la muqueuse bucco-pharyngienne, autrement dit, d'une vascularisation de l'épithélium.

A notre avis, il ne peut être question, ici, d'une véritable vascularisation, car le réseau capillaire, qui fait la vascularisation, n'est pas intra-épithélial, mais sous-épithélial; chacun des capillaires est engainé, il est vrai, dans une gouttière de l'épithélium, mais les ramifications de ces capillaires, leurs anastomoses, se font seulement sous la couche basale. Seuls, pénètrent dans l'épaisseur de l'épithélium les renflements de ces capillaires; ces renflements se terminent en culs-de-sac, et ne s'anastomosent pas; en un mot, ils ne forment pas un réseau. Ce n'est donc pas une véritable vascularisation de l'épithélium en présence de laquelle on se trouve, et cependant, c'est quelque chose de plus qu'un simple réseau sous-épithélial.

La signification morphologique de ces renflements est obscure; pour JOSEPH (25), ils n'ont pas d'autre signification que celle d'anses vasculaires se rendant à des papilles, et dont les deux parois internes se seraient soudées. Cette hypothèse est intéressante; elle est même très vraisemblable, mais elle n'est pas démontrée.

Leur signification physiologique n'est pas beaucoup plus claire; il est tout naturel de supposer que de telles formations, en contact intime avec les cellules épithéliales, pénétrant assez haut dans l'épithélium et aboutissant très souvent à des espaces intercellulaires, favorisent la respiration. Mais ces renflements ont un diamètre beaucoup plus considérable que celui des capillaires dont ils émanent; leur section laisse voir

[1] BRUNER H. L. (7). Nous avons constaté la présence de cet appareil chez *Spelerpes adspersus*.

souvent 4 à 5 hématies de front dans leur cavité; or la condition essentielle pour que les échanges entre l'air et les hématies se produisent d'une manière efficace, c'est que les hématies soient appliquées par toute leur surface contre la paroi des capillaires, en passant une à une dans leur canal; cette condition n'est pas réalisée par ces renflements, dont le diamètre atteint parfois 50 μ, et dans lesquels plusieurs hématies entrent de front. Il en résulterait, *théoriquement*, que ces renflements ne favorisent pas la respiration.

Le diamètre des capillaires de la muqueuse bucco-pharyngienne aussi bien que celui des capillaires cutanés est quatre fois plus grand chez les Salamandrides apneumones que chez les pulmonés; et puisque chez les premiers il n'existe pas, en dehors de la peau et de la cavité bucco-pharyngienne, d'organes aptes à remplir la fonction respiratoire, on est cependant bien obligé d'admettre que ces capillaires de gros calibre permettent des échanges suffisants[1], quoique leur morphologie paraisse si peu propre à ces échanges.

Il y a, en faveur de cette idée, un argument d'une certaine valeur fourni par une observation de Maurer (34): chez les Anoures, le réseau capillaire cutané forme, pendant la métamorphose, des renflements qui s'enfoncent dans l'épiderme, jusqu'à la base des cellules les plus superficielles; la métamorphose terminée, on ne voit nulle trace de ces incrustations capillaires par les méthodes histologiques ordinaires. L'apparition de ces poussées vasculaires intra-épithéliales coïncide avec l'installation des processus de phagocytose et de transformation lymphocytaire des branchies, c'est-à-dire avec un moment où la respiration pulmonaire ne fonctionne pas encore; dès que celle-ci est effective, les incrustations capillaires de l'épithélium cutané redeviennent invisibles. Il ne serait donc pas impossible que ces renflements suppléassent momentanément aux échanges respiratoires pulmonaires, et que le rôle des incrustations capillaires de *Spelerpes* fût analogue.

Tous les faits de structure énumérés plus haut donnent à penser, disions-nous, que la respiration bucco-pharyngienne existerait réellement. Mais ce mode de respiration n'est pas la propriété exclusive des Salamandrides apneumones: les Anoures possèdent aussi des incrustations capillaires — à un degré moindre que les *Spelerpes* — dans l'épithélium de la

[1] Il faut aussi faire intervenir ici la *qualité* des épithélium qui recouvrent le réseau vasculaire, ceux-ci pouvant être, chez les Apneumones, plus perméables aux gaz que chez les espèces dont le réseau capillaire est de plus petit calibre. (Expériences de Seelye et Barrows sur *Desmognathus*.)

cavité buccale et du pharynx[1]; et, si l'on conclut de l'anatomie à la physiologie, la conclusion doit s'appliquer aussi bien aux Salamandrides apneumones qu'aux Anoures; dès lors, on n'a plus le droit de parler du «poumon pharyngo-œsophagal»[2] des Salamandrides apneumones.

D'ailleurs, que représente l'aire vasculaire de l'épithélium bucco-pharyngien, relativement à la surface totale de la peau? Bien peu de chose! Or, toute la peau des *Spelerpes* est richement vascularisée; le réseau capillaire cutané est très dense; il porte aussi des renflements, et les capillaires sont en contact direct avec l'épiderme, dans lequel ils s'impriment.

D'autre part, et c'est là un point curieux au milieu des différences anatomiques entre les Batraciens pulmonés et ceux qui sont dépourvus de poumons, le diamètre des capillaires cutanés est plus grand chez les Urodèles dépourvus de poumons que chez les formes pulmonées. A densité égale de réseau capillaire, cette différence de diamètre serait vraisemblablement un très grand désavantage pour les *Spelerpes*.

Au point de vue de l'absorption de l'oxygène, la surface des hématies peut aussi avoir sa signification; or, cette surface nous a paru un peu plus considérable chez *Spelerpes adspersus* que chez *Triton alpestris;* tandis que nous avons mesuré, chez le premier, 18 μ en moyenne pour le plus grand diamètre des hématies, nous n'avons trouvé que 16 μ chez *Triton;* nous ne pouvons attacher une valeur absolue à ces chiffres, le mode de fixation ayant pu altérer les dimensions réelles[3]; mais si nos mesures correspondent à la réalité, ce plus grand diamètre des hématies chez *Spelerpes* pourrait compenser partiellement l'élargissement des capillaires, mais *aux dépens du rapport de la surface respiratoire au volume de l'hématie.* Il y a donc de nouveau contradiction entre la morphologie et les nécessités théoriques d'un échange respiratoire intense au niveau de la peau.

Toute cette question n'est pas encore clairement résolue, et nécessite des recherches physiologiques.

Néanmoins, de tout ce qui précède, nous croyons pouvoir tirer les conclusions suivantes à l'égard de *Spelerpes adspersus:*

1° Il y a de très fortes présomptions en faveur d'une respi-

[1] Langer (27).

[2] Wilder, H.-H. The pharyngo-œsophageal lung of *Desmognathus.* Americ. naturalist, vol. 35, 1901, p. 183.

[3] Nos *Spelerpes* ont été fixés par l'alcool à 95°; le *Triton alpestre* par le sublimé acétique, à 1 % d'acide.

ration par la muqueuse bucco-pharyngienne, analogue à celle de la peau, et complémentaire de celle-ci;

2o Il ne peut être question d'une respiration œsophagienne, puisque cette espèce ne possède pas de réseau vasculaire semblable à celui du pharynx dans la muqueuse de l'œsophage;

3o Le concours effectif de la peau, dans la fonction respiratoire, l'emporte de beaucoup sur celui de la muqueuse bucco-pharyngienne, la surface totale de la peau représentant approximativement 15 à 20 fois la surface des épithélium vascularisés du segment antérieur du tube digestif. La respiration de *Spelerpes adspersus* — et de tous les Salamandrides apneumones[1] — est donc, avant tout, cutanée. La morphologie des organes respiratoires de *Spelerpes adspersus* implique, semble-t-il, une intensité faible des échanges respiratoires; il est probable que l'hématose se trouve dans un état d'équilibre fragile, qui concorde assez bien avec une certaine paresse de l'animal, et la lenteur de ses mouvements.

Il y a lieu de penser que l'animal ne recourt à la respiration bucco-pharyngienne que secondairement, et seulement lorsqu'il augmente ses oxydations en se déplaçant; la muqueuse bucco-pharyngienne interviendrait alors, ainsi que Babak (1) en a déjà émis l'idée, comme un régulateur de la respiration. Aussi longtemps que l'animal se tient tranquille, sous les pierres qui font son abri habituel, la respiration cutanée lui suffirait; mais dès qu'il se meut, il recourrait à la respiration bucco-pharyngienne; celle-ci apporterait à la respiration cutanée un léger appoint lui permettant de compenser l'augmentation d'intensité des échanges.

CHAPITRE V

Appareil lingual.

Le genre *Spelerpes* est intéressant au plus haut degré par ce fait, qu'à l'instar des Caméléons, des Pics, des Fourmiliers, il possède une langue protractile, à l'aide de laquelle il atteint

[1] On peut même dire: de tous les Batraciens.

à distance les Insectes qui font sa nourriture. L'appareil lingual (pl. I, V, VI, fig. 1, 13, 15, 16) se compose d'un *plateau* volumineux *(pl.)* inséré, par sa partie antérieure, sur une tige squelettique et musculaire, *le piston* (pl. I, fig. 1, *p.*, pl. V, VI, fig. 13, 15, 16, *bh.*, *mr.*); le plateau est tout à fait libre dans sa partie postérieure et peut exécuter un mouvement de bascule à l'extrémité de son support. La tige de la langue s'enfonce dans la gouttière que nous avons décrite au plancher de la cavité buccale, et glisse dans une gaine comme un piston dans un cylindre. Cette comparaison n'est pas tout à fait exacte, car la membrane qui revêt le piston est une membrane prépuciale extensible; fortement plissée à l'état de repos, elle peut s'étendre aussi loin que l'exige la projection de la langue (pl. VI, fig. 16, *pr.*). Le glissement du piston dans la gaine est favorisé par la sécrétion de nombreuses glandes tubuleuses, réparties sur sa face ventrale (pl. VI, fig. 16, *glb.*). L'appareil est complété par un squelette sur lequel s'insèrent des muscles protracteurs et rétracteurs.

La description anatomique de cet organe curieux a été très bien faite par Wiedersheim (45); il n'y a pas de différences essentielles entre les observations de cet auteur chez *Spelerpes fuscus* et les nôtres chez *Spelerpes adspersus*; nous nous bornerons donc à donner un aperçu de sa structure histologique et anatomique, qui offre plusieurs détails intéressants, tout en relevant ce qui, au point de vue anatomique, ne concorde pas avec la description de Wiedersheim pour *Spelerpes fuscus*.

Le plateau de la langue est une masse glandulo-musculeuse, revêtue d'un épithélium. Sa forme est déterminée par la topographie de la cavité buccale (pl. I, fig. 1, *L.*). Sa face supérieure est déprimée en son milieu par le placode dentaire du parasphénoïde; ses faces latérales sont concaves, étant appliquées sur les deux bourrelets que font, au plancher, les muscles génio-hyoïdiens. Sur les coupes, nous le voyons formé en majeure partie par des cavités glandulaires tubuleuses, à cellules claires; ces glandes débouchent par de nombreux canaux excréteurs, sur toute l'étendue de la face dorsale du plateau; entre les glandes se glissent les fibres musculaires striées intrinsèques du plateau (pl. VI, fig. 16, *mil.*), insérées en éventail sur l'extrémité antérieure du basi-hyal. Un squelette léger est donné au plateau par les deux petites cornes que Wiedersheim nomme *cornes antérieures du basi-hyal*. Ce sont deux petites pièces cartilagineuses, articulées au basi-hyal d'une part, et se perdant, d'autre part, dans la partie anté-

rieure du plateau, dont elles atteignent presque les bords. (Pl. VI, fig. 15, *cbh.*)

L'épithélium présente deux différenciations intéressantes : sur la face dorsale du plateau, il est très élevé, fortement plissé ; on y compte deux à trois assises de cellules, dont les plus superficielles sont allongées et massuées. Sur toute la face ventrale, l'épithélium se réduit à une seule couche de cellules très aplaties, formant une membrane absolument comparable à une séreuse ; c'est sous cet aspect que l'épithélium de la langue revêt le piston (pl. III, fig. 8, *mep.*) et se continue directement avec le repli prépucial de ce dernier.

De son côté, l'épithélium du plancher de la cavité buccale ne reste pas indifférent ; le frottement que la langue exerce sur lui dans ses rapides mouvements de propulsion et de rétraction, a déterminé une adaptation équivalente ; et nous voyons l'épithélium qui revêt le pont musculaire tendu entre les bords internes des cornes postérieures de l'hyoïde, réduit à une membrane extrêmement mince, comprenant une seule assise de cellules très aplaties.

Pièces squelettiques.

Nous avons fait une reconstruction graphique du squelette de la langue chez un jeune *Spelerpes adspersus* (pl. VI, fig. 15) ; l'image que nous avons obtenue est très semblable à celle que donne Wiedersheim pour *Spelerpes fuscus*, avec cette différence que chez notre espèce, tout l'appareil est plus ramassé sur lui-même ; nous en référons, pour la désignation des différentes pièces de ce squelette, à l'autorité de Wiedersheim.

L'axe principal de l'appareil squelettique est formé par le *basi-hyal* qui donne la rigidité au piston de la langue *(bh.)* ; son extrémité antérieure pénètre jusqu'à la base du plateau ; c'est à ce niveau que s'articulent les petites cornes qui forment le squelette du plateau.

Nous n'avons pu distinguer les pièces que Wiedersheim homologue aux *segments antérieur et postérieur de la copula.* Pour le reste, la conformation du basi-hyal est tout à fait identique à celle de *Spelerpes fuscus.*

A l'extrémité caudale du basi-hyal, s'articulent deux pièces squelettiques, représentant les *segments ventraux des premier et second arcs branchiaux* (I *ab.*, II *ab.*) ; chez *Spelerpes fuscus,* à l'inverse de ce que l'on observe chez les autres Batraciens,

ces deux pièces sont de dimensions égales; de plus, les deux arcs se soudent à leur extrémité caudale. Chez *Spelerpes adspersus,* le second est beaucoup plus fort que le premier; comme chez *Spelerpes fuscus,* le deuxième arc paraît se continuer dans une baguette cartilagineuse très allongée (II *ep.*), contenue dans un manchon musculaire bizarre dont nous nous occuperons plus loin. Les rapports de ce cartilage avec les organes voisins sont identiques chez les deux espèces: nous le voyons passer sur le dos, et se placer à côté de la colonne vertébrale, dans l'ensellure que forme l'humérus avec l'os sus-scapulaire. La réunion de ces deux pièces, arc et baguette, de diamètre égal, se fait par du tissu fibreux dense, immédiatement en arrière de la soudure des deux arcs branchiaux. Dans toute la série, on ne retrouve rien d'analogue à cette formation curieuse; elle représente peut-être, selon WIEDERSHEIM, la partie dorsale du premier ou du deuxième arc branchial; cet auteur est plutôt enclin à l'homologuer au premier arc, «quoique ses rapports avec le deuxième soient beaucoup plus marqués».

Nous ne voulons pas conclure de sa disposition, contre WIEDERSHEIM, que la baguette cartilagineuse doive être homologuée au segment dorsal du deuxième arc branchial, et non à celui du premier; mais nous pensons que son calibre, le même que celui du deuxième arc, et sa réunion à ce dernier, sont une présomption en faveur de cette idée. C'est l'embryologie qui, en dernière analyse, tranchera la question. Pour la commodité de la description, nous désignerons cette pièce sous le nom de *deuxième épibranchium,* tout en maintenant la réserve ci-dessus.

La forte réduction qu'a subie le premier arc branchial s'explique par le fait que c'est le second qui porte presque tout l'effort dans la protraction de la langue.

En dehors des arcs branchiaux, latéralement, se disposent les *cornes postérieures* (WIEDERSHEIM) *de l'hyoïde* (pl. V,VI, fig. 14, 15, 16, *h.*). Ce sont deux lames cartilagineuses aplaties, en position oblique; elles forment les arcs-boutants du pont musculaire[1] tendu entre leurs bords supéro-internes (pl. V, fig. 13, *h.*) et se terminent par un crochet en dehors.

Les pièces squelettiques de la langue sont enveloppées d'une différenciation du tissu conjonctif, sous forme de gaines, grâce auxquelles elles peuvent glisser facilement, dans les mouvements de protraction et de rétraction.

[1] Voir page 9, 5me alinéa.

Topographiquement, il y a lieu de distinguer deux gaines :

1° La *gaine séreuse de l'épibranchium II;*

2° Le *prépuce du piston lingual;* nous avons déjà vu que ce dernier n'est pas une véritable séreuse, mais qu'il forme des replis extensibles, en continuité avec l'épithélium de la cavité buccale (pl. V, VI, fig. 13, 16, *pr.*). Au niveau des arcs branchiaux, la paroi de cette gaine, d'apparence séreuse, s'épaissit et *forme autour du squelette cartilagineux de la langue, un squelette fibreux sur lequel viennent s'insérer les muscles voisins* (pl. VI, fig. 15, *gf.*).

C'est ainsi que les muscles cérato-hyoïdiens interne et externe s'insèrent non pas directement sur le II arc branchial, mais à quelque distance de lui, ainsi que cela ressort de la figure 15. A l'extrémité postérieure du basi-hyal, la gaine se bifurque et paraît se continuer dans les deux longs culs-de-sac musculaires qui contiennent l'épibranchium II.

Appareil musculaire.

De l'appareil musculaire, nous ne voulons reprendre que quelques points, la description de Wiedersheim concordant entièrement avec ce que nous avons pu observer chez *Spelerpes adspersus*.

La figure 15 (pl. VI), montre les rapports généraux des pièces squelettiques de la langue et des muscles qui s'y insèrent. Cette image, obtenue au moyen d'une reconstruction graphique — la friabilité des tissus ne nous a pas permis de faire une dissection — ne tient compte que de quelques-uns des muscles de l'appareil lingual. Nous renvoyons, pour la description générale, à la monographie de Wiedersheim (45).

Les muscles se divisent, au point de vue fonctionnel, en deux groupes d'importance très inégale : les *muscles protracteurs,* nombreux, ayant une disposition complexe ; et les *muscles rétracteurs,* au nombre d'une seule paire.

Muscles protracteurs. — Le *muscle mylo-hyoïdien* (pl. V, VI, fig. 13, 15, *mh.*). Tendu sous la peau, entre les branches du maxillaire inférieur et une aponévrose médiane, il forme une sangle qui, par sa contraction, soulève et porte légèrement en avant la langue. Sa portion postérieure (pl. VI, fig. 15, *mh'*), à direction plus oblique, correspond au *temporo-angulaire* de Dugès.

Sous cette sangle musculaire superficielle se trouvent un certain nombre de muscles dont les homologies ne sont pas encore nettes ; ce sont :

Le *sterno-hyoïdien* (Dugès et Rusconi) ;

le *génio-branchial* (Humphry) ;

le *génio-hyoïdien* (pl. V, VI, fig. 12, 13, 15, 16, *gh.*) ;

l'*adducteur des arcs branchiaux* (Wiedersheim) ;

le *cérato-hyoïdien interne* (Léon Vaillant) et le *cérato-hyoïdien externe* (pl. VI, fig. 15, *chi., che.*) ; ces deux derniers muscles s'insèrent, d'une part, sur la grande corne de l'hyoïde, et, d'autre part, sur la continuation du fourreau musculaire qui contient l'épibranchium II (pl. VI, fig. 15, *chi', che'*) ;

le *muscle du fourreau* (pl. V, VI, fig. 14, 15, 16, *mf.*), formation sans analogie avec aucun muscle dans la série animale ;

enfin, le pont musculaire tendu entre les bords libres des cornes postérieures de l'hyoïde, et que l'on pourrait appeler *hyo-hyoïdien* (pl. V, fig. 13, *hh.*).

Muscles rétracteurs. — Il n'y en a qu'une paire : les *muscles rétracteurs de la langue* (pl. V, VI, fig. 13, 14, 15, 16, *mr.*) ; ce sont deux longs cordons musculaires, cylindriques, s'insérant d'une part à la ceinture scapulaire, d'autre part au plateau de la langue. Ce sont ces deux muscles qui forment la partie charnue du piston lingual ; ils sont plus ou moins confondus à ce niveau (pl. V, fig. 13, *mr.*). A la base du piston lingual, ils passent au-dessus du I arc branchial et se glissent dans l'espace compris entre les I et II arcs branchiaux ; de là, ils gagnent la face ventrale du corps, en passant au-dessous du II arc, et se prolongent ventralement, immédiatement au-dessous de la peau.

Il est intéressant de noter que tout le long de leur trajet en compagnie du basi-hyal, ces muscles sont revêtus d'un épithélium très aplati, tout à fait comparable à une séreuse, et qui n'est rien autre que l'épithélium des culs-de-sac prépuciaux ; les rapports entre l'épithélium et les fibres musculaires sont si intimes, que ces dernières paraissent faire les frais de ce revêtement, en se transformant en cellules myo-épithéliales (pl. III, fig. 8, *mep.*).

A part leur grande longueur, les muscles rétracteurs ne présenteraient aucun intérêt spécial, s'ils n'étaient engainés, au niveau de toute la moitié postérieure du basi-hyal, par un muscle circulaire à fibres lisses énormes ; ces fibres prennent

une direction longitudinale au niveau de la moitié antérieure du basi-hyal, et vont se terminer à la base du plateau lingual; cet engainement bizarre d'un muscle strié par un muscle lisse a déjà frappé WIEDERSHEIM, qui l'interprète, non à tort, croyons-nous, comme un moyen de fixer les muscles rétracteurs dans l'axe du piston lingual.

Mais WIEDERSHEIM lui attribue encore une autre fonction : celle de faire basculer, par le moyen de ses fibres longitudinales, le plateau lingual sur son axe. Nous arrivons difficilement à concevoir comment ces fibres lisses parviendraient à opérer ce mouvement, qui est un mouvement très rapide, inconciliable par conséquent avec la lenteur ordinaire de contraction des fibres musculaires lisses; nous le concevons d'autant moins que le plateau lingual possède des fibres intrinsèques striées, s'insérant sur l'extrémité du basi-hyal et sur les deux cornes cartilagineuses qui le terminent, fibres qui peuvent remplir cette fonction avec beaucoup plus de rapidité.

Nous pensons qu'il faut attribuer à cette gaine un autre rôle : celui de comprimer lentement les glandes situées sur la face ventrale du piston lingual (pl. VI, fig. 16, *glb.*), et d'en exprimer le produit de sécrétion, qui a probablement un effet lubréfiant.

Pour terminer cette énumération, très sommaire, nous voulons revenir sur le muscle du II épibranchium que nous n'avons fait que nommer : *le muscle du fourreau,* dont la structure est des plus intéressantes.

Nous avons vu plus haut que le II arc branchial se continue en arrière par une baguette cartilagineuse très grêle, qui se dirige dorsalement, et vient se placer de chaque côté de la colonne vertébrale; ce cartilage est contenu librement dans un fourreau musculaire, continuant la gaine fibreuse que nous avons décrite précédemment; cette disposition est visible sur la figure 15 (pl. VI), où nous avons réséqué la gaine pour montrer ses rapports avec le squelette.

La section transversale de ce muscle (pl. IV, fig. 11) est à peu près un ovale allongé; on peut donc lui considérer deux faces : dorsale *(A)* et ventrale *(B)*; et deux bords : interne *(C)* et externe *(D)*. En passant sur le dos, le muscle se tord sur lui-même : sa face dorsale devient supéro-interne, et sa face ventrale, inféro-externe.

Sa structure est la même d'une extrémité à l'autre : au milieu, dans la cavité du fourreau *(cav.)*, le cartilage de l'épibranchium II *(II ep.)*; rappelons que la paroi musculaire et le cartilage sont tapissés d'un endothélium. La cavité est plus

ou moins visible, selon l'état de rétraction des fibres musculaires dans les différents segments; la paroi interne est parfois appliquée étroitement contre le cartilage, mais jamais on ne voit de fibres musculaires prendre insertion directement sur lui.

Ce qui frappe, avant toutes choses, dans les coupes transversales de ce muscle, c'est la présence de deux cloisons conjonctives spiraloïdes emboîtées, et dessinant des courbes parfaitement régulières *(in.)*. A leur émergence sur la mince aponévrose externe du muscle, elles dessinent des raphés nettement visibles à la loupe *(rad., rav.)*.

Wiedersheim[1] décrit deux raphés dorsaux et un raphé ventral, mais il n'a probablement pas pratiqué de coupes microscopiques du muscle, car il n'a pas saisi l'origine de ces raphés, ni leur forme.

Nous nous sommes efforcé d'analyser dans le détail la structure de ce muscle, afin d'arriver à une interprétation satisfaisante de son mécanisme intime.

Les lignes d'insertion spiraloïdes que montrent les coupes transversales sont les sections de cloisons aponévrotiques intramusculaires, délimitant quatre corps de fibres:

1° 2 corps centraux (fig. 11, pl. IV α *et* β); (ils correspondent au plan profond de Wiedersheim);

2° 2 corps latéraux (γ et δ); (plan superficiel de Wiedersheim).

Le mode d'insertion des fibres musculaires est le même dans chacun de ces groupes.

Examinons-le dans l'un d'eux, le groupe α, par exemple.

Ainsi que cela ressort de la figure 11, planche IV, les fibres ne sont pas toutes coupées sous le même angle: à gauche du raphé ventral, elles sont obliques d'arrière en avant et de dedans en dehors, et font un angle de 30° environ avec le plan transversal du muscle; à mesure que l'on se rapproche de la gaine interne, leur obliquité augmente graduellement, et à partir du moment où les fibres s'appuient directement sur la gaine interne du fourreau, elles deviennent presque parallèles à l'axe du cartilage. De plus, les fibres ne sont pas tendues directement d'une cloison à l'autre, mais leur trajet suit une ligne hélicoïdale dans la majeure partie de leur longueur; au moment où leur extrémité céphalique aborde une

[1] Wiedersheim décrit deux plans de fibres, un superficiel et un profond disposés en chevrons entre des raphés fibreux.

cloison, elles prennent une direction sensiblement transversale. (Nous verrons l'importance de ce détail au point de vue de leur action.)

Si l'on fait abstraction de la partie céphalique des fibres, le faisceau qu'elles constituent affecte une disposition hélicoïdale très nette.

Les éléments du groupe β répètent exactement la même disposition, mais en sens inverse : les fibres du groupe α sont dirigés d'arrière en avant et de dedans en dehors ; celles du groupe β sont dirigées d'arrière en avant, mais de dehors en dedans.

Enfin dans les groupes γ et δ, les fibres sont, comme dans β, dirigées d'arrière en avant ; mais leur orientation dorso-ventrale est inverse dans les deux groupes : les fibres du groupe γ ont leurs insertions caudales du côté ventral, et leurs insertions céphaliques du côté dorsal, et vice-versa pour le groupe δ.

En résumé, on peut dire que *le muscle du fourreau est composé de quatre faisceaux hélicoïdaux, entrecroisés deux à deux.*

Le muscle étant ainsi défini, il devient possible d'analyser son mécanisme.

Pour cela, il faut déterminer, avant tout, les points fixes sur lesquels s'appuient les fibres musculaires.

Il n'y en a point : *le muscle s'appuie sur lui-même.* Mais il est fixé, *dans son ensemble,* par sa partie antérieure, à la gaine fibreuse où nous avons vu s'insérer les muscles cérato-hyoïdiens interne et externe, exactement comme le muscle cardiaque est suspendu à l'anneau fibreux de la base du cœur. Partout ailleurs, le muscle du fourreau est entièrement libre ; à son extrémité postérieure, il est bien réuni à la peau du dos par un léger conjonctif, mais cette réunion est si lâche, que le muscle tombe dès qu'on soulève le volet cutané ménagé pour le mettre à découvert. Il flotte dans une atmosphère de tissu conjonctif lâche fortement infiltré de graisse, qui lui laisse toute liberté de mouvement.

Voyons, dès lors, ce qui se passe quand un des groupes de fibres, le groupe β par exemple, se contracte.

Toutes les fibres sont dirigées d'arrière en avant ; en se raccourcissant, *elles portent en avant l'extrémité postérieure du muscle,* puisque leur point fixe *commun* est en avant. Mais nous avons vu qu'elles ne font pas toutes le même angle avec le plan transversal du muscle : pour chacune d'elles, la protraction sera donc proportionnelle à cet angle ; le maximum de protraction sera obtenu par les fibres proches de la gaine interne

du muscle, qui font avec le plan transversal un angle voisin de 90°, le minimum par les fibres les plus externes, dont l'angle ne dépasse pas une trentaine de degrés.

C'est là une première action de ces fibres, et la plus importante. Elles en ont une seconde : par leur disposition hélicoïdale, *elles tordent le faisceau sur lui-même;* dans le groupe β qui nous occupe, cette torsion se produit de droite à gauche. La torsion sera inversement proportionnelle à l'angle que font les fibres avec le plan transversal. Le maximum est obtenu par les fibres qui font avec le plan transversal l'angle minimum et par la portion antérieure des fibres les plus longitudinales.

Si toutes les fibres du muscle du fourreau avaient même direction, la résultante de leur contraction simultanée serait un raccourcissement du muscle dans son ensemble, accompagné d'un mouvement de torsion énergique sur lui-même. Mais nous avons vu que les fibres du groupe α ont une direction exactement inverse de celles du groupe β; les premières tendent à tordre le muscle de gauche à droite, les secondes de droite à gauche; ces deux groupes sont donc antagonistes au point de vue torsion : leurs actions s'annulent.

En revanche, les groupes γ et δ tordent tous deux le muscle de droite à gauche: leurs actions de torsion s'additionnent; il en résulte que le muscle du fourreau doit présenter, au moment de sa contraction, une légère torsion de dehors en dedans, relativement au plan médian de l'animal. Ce mouvement est comparable à celui que décrit la pointe du cœur pendant la systole ventriculaire; il n'est que le résultat d'une disposition particulière des fibres musculaires, et ne joue pas un rôle immédiat dans la protraction de la langue. Mais il a un effet secondaire : celui de rétrécir la cavité du fourreau et de favoriser l'expulsion du cartilage épibranchial qui s'y trouve comprimé. Le II épibranchium est en effet contenu librement dans le fourreau musculaire; il peut y glisser avec une grande aisance; étant conique, il échappe à la pression de la paroi du fourreau, de la même manière qu'un poisson glisse dans la main qui cherche à l'étreindre.

En résumé, le fourreau musculaire du II épibranchium agit suivant deux modes :

1° *Le point fixe de toutes ses fibres étant en avant, et sa partie postérieure étant libre, il pousse avec violence le II épibranchium en avant.*

2° *L'expulsion du II épibranchium est favorisée par une action compressive des fibres, tendant à rétrécir la cavité du fourreau.*

L'énorme développement du muscle confère à ce mécanisme une rapidité et une puissance d'action très grandes.

Nous pensons que cette action est absolument comparable à une systole cardiaque; dans les deux cas, les fibres musculaires s'appuient sur elles-mêmes, tout en étant portées dans leur ensemble par un point fixe dont elles se rapprochent en se contractant. Dans les deux cas, aussi, il y a une action systolique, s'exerçant sur des corps incompressibles — cartilage ou sang, solide ou liquide — contenus dans la cavité du muscle.

Il serait intéressant de connaître les adaptations successives grâce auxquelles un mécanisme si complexe a été réalisé; nous ne pouvons rien conjecturer à ce sujet.

Wiedersheim estime que le muscle du fourreau doit pouvoir fonctionner aussi bien comme rétracteur que comme protracteur; cette fonction serait dévolue « avec beaucoup de probabilités, aux fibres de la couche profonde » (fibres des groupes α et β); nous venons de démontrer que toutes les fibres sont protractrices; cette interprétation perd donc tout fondement.

Théoriquement, la possibilité d'une action de rétraction n'est cependant pas exclue; mais il n'est pas nécessaire de faire intervenir pour cela un groupe spécial de fibres : la systole du muscle pourrait en effet être suivie d'une diastole, qui aspirerait le cartilage...

Nous pensons qu'il est préférable d'attribuer la fonction de rétraction aux deux puissants muscles rétracteurs qui vont de la ceinture scapulaire à l'extrémité céphalique du basi-hyal.

Pour terminer ce chapitre, nous voudrions donner une idée d'ensemble du mécanisme moteur de la langue.

a) Protraction. — Elle peut être décomposée en trois temps :

1° L'appareil lingual tout entier est porté en avant par les muscles génio-hyoïdiens, qui tirent sur l'hyoïde; en même temps, les cérato-hyoïdiens tirent en avant la gaine fibreuse à laquelle est suspendu le fourreau musculaire du II épibranchium; celui-ci bénéficierait donc, avant sa contraction, d'un double transport en avant : de celui des génio-hyoïdiens, et de celui des cérato-hyoïdiens.

2° Le fourreau musculaire, en se contractant énergiquement, expulse le II épibranchium; celui-ci s'appuie sur le

second arc branchial, qui transmet la poussée au basi-hyal, axe rigide du piston lingual ; en même temps, les adducteurs des arcs branchiaux (que nous n'avons pas figurés sur notre dessin) rapprochent les arcs branchiaux de la ligne médiane ;

3° enfin, les fibres musculaires intrinsèques du plateau lingual font basculer le plateau sur le basi-hyal.

b) Rétraction. — L'appareil est ramené en arrière par les longs muscles rétracteurs.

Ainsi compris, ce mécanisme, quoique très complexe, est d'un principe relativement simple ; il diffère totalement de ceux qui ont été décrits chez les Anoures, les Pics et les Caméléons, et il est, croyons-nous, unique dans la série des Vertébrés.

BIBLIOGRAPHIE

1. Babak, Edw. *Neue Untersuchungen über die Atembewegungen der Urodelen, mit besonderer Berücksichtigung der lungenlosen Salamandriden.* Arch. für die ges. Physiologie des Menschen und der Thiere, Bd. CLIII, 1913, pp. 441-474.

2. Barrows, A.-I. *Respiration of Desmognathus.* Anat. Anzeiger, Bd. XVIII, 1900, pp. 461-464.

3. Bethge, Em. *Das Blutgefässsystem von Salamandra maculosa, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus.* Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. LXIII, 1898, Heft 4, pp. 680-707.

4. Born, G. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amphibien.* Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.

5. Boulenger, G.-A. *On the presence of pterigoïd teeth in a tailless Batrachian (Pelobates cultripes), with remarks on the localisation of teeth on the palate in Batrachien and Reptiles.* Proceed. zool. Soc. London, 1890, pp. 664-666.

6. Id. *Les Batraciens.* Encyclopédie scientifique, Paris, 1910.

7. Bruner, H.-L. *Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Oeffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden.* Archiv. für Anat. u. Physiol., anat. Abteil. 1896, pp. 395-412.

8. Id. *On the Heart of lungless Salamanders,* Proc. Indiana Acad. of Sc. 1897-1898, p. 205.

9. Id. *Jacobson's organ and the respiratory mechanism of the Urodeles.* Americ. Soc. zool. Sc. U. S., vol. XXXVII, 1913, pp. 267-288.

10. Camerano, L. *Ricerche anatomico-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni.* Atti. Ac. Sc. Torino, vol. XXIX, 1894, pp. 705-724.

11. Id. *Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni, e intorno alla respirazione negli Anfibi Urodeli.* Atti. Ac. Sc. Torino, vol. XXXI, 1896, pp. 512-526.

12. Despax, R. *Note sur la vascularisation de la peau chez l'Euprocte des Pyrénées.* Bull. soc. zool. France, t. XXXIX, 1914, pp. 215-221.

13. Dewèvre. *Le mécanisme de la projection de la langue chez le Caméléon.* Journ. d'Anat. et de Physiol., vol. XXXI, pp. 343-360.

14. Drasch. *Ueber die Giftdrüsen des Salamanders.* Verh. d. anat. Gesellsch. 1892.

15. Drüner, L. *Studien zur Anatomie der Zungenbein, Kiemenbogen und Kehlkopfsmuskeln der Urodelen.* Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. XV, 1901, pp. 435-622.

16. Dissard. *Influence du milieu sur la respiration chez les Grenouilles.* C. R. Acad. Sc. Paris, vol. CXVI.

17. Fuhrmann, O. *Le genre Thyphlonectes.* Dans: Fuhrmann et Mayor, *Voyage d'exploration scientifique en Colombie.* Mém. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, t. V, 1914.

18. Goggio, E. *Sulla respirazione bucco-faringea nello Spelerpes fuscus e nella Salamandrina perspicillata.* Atti. Soc. toscana Sc. nat., vol. XIII, Proc. verb. 1913.

19. Greil, A. *Ueber die Genese der Mundhöhlenschleimhaut der Urodelen.* Verh. d. anat. Gesell., Bd. XIX, 1905, pp. 25-37.

20. Hartig, M. *Sur le mécanisme de la propulsion de la langue chez les Batraciens anoures.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXXII, 1901, pp. 588-589.

21. Heidenhain, Martin. *Plasma und Zelle.* Jena 1907, p. 364.

22. Hertwig, Oskar. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere,* Bd. II, Teil 2, Jena 1906.

23. Id. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien.* Archiv. f. mikr. Anat., Bd. XI, 1874.

24. Hopkins, G.-S. *The Heart of some lungless Salamanders.* Americ. Naturalist., vol. XXX, 1896.

25. Joseph, Heinrich. *Einige Bemerkungen zu F. Maurers Abhandlung: Blutgefässe im Epithel.* Archiv f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.

26. Klug. *Ueber die Hautathmung des Frosches.* Archiv f. Anat. und Physiol., physiol. Abteil. 1884.

27. Langer. *Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches.* Sitzungsber. der math.- naturw. Klasse der k. Akad. der Wissensch., Bd. LV, Abt. 1, 1884.

28. Lapique, L. et Petetin, J. *Sur la respiration d'un Urodèle sans poumons, Euproctes montanus.* C. R. Soc. biol., t. II, 1910.

29. Leydig, F. *Die Hautdecke und Hautsinnesorganen der Urodelen.* Morph. Jahrb., t. II, 1887, p. 287.

30. Id. *Vaskularisirtes Epithel.* Archiv f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.

31. Lönnberg, Einar. *Salamanders with and without lungs.* Zool. Anzeiger, Bd. XXII, 1899, p. 45.

32. Id. *Notes on tailed Batrachians without lungs.* Zool. Anzeiger, Bd. XIX, 1896.

33. Maurer, F. *Blutgefässe in Epithelium.* Morph. Jahrb., Bd. XXV, 1897.

34. Id. *Die Vaskularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien.* Morph. Jahrb., Bd, XXVI, 1898, pp. 330-336.

35. Marcacci, A. *L'asfissia negli animali a sangue freddo.* Atti. Soc. toscana Sc. nat., Memorie, vol. XIII, 1894.

36. Mojsisovics. *Kleine Beiträge zur Kenntniss der Anneliden.* Sitzungsber. d. A. d. Wiss. Wien, Bd. LXXVI, Abt. 1, 1877.

37. Murisier, P. *Note sur les chromatocytes intraépidermiques des Amphibiens.* C.R. Ass. Anat., vol. XV, 1915, pp. 232-239.

38. Nicoglu, Ph. *Ueber die Hautdrüsen der Amphibien.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LVI, 1893.

39. Ranvier. *Traité technique d'Histologie.* Paris, 1889, p. 769.

40. Sarrasin, P. u. F. *Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylon'schen Blindwühle,* dans: Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon, in den Jahren 1884 bis 1886.

41. Schreiber, Egid. *Herpetologia europaea.* Jena, 1912-1913.

42. Schuberg, August. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XC, 1908, pp. 1-72.

43. Schultz, P. *Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander.* Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889.

44. Seelye, Barrows, A.-I. *Circulatory and respiratory Systems of Desmognathus fusca.* Proc. Boston. Soc. nat. Hist., vol. XXXII, 1906, pp. 335-357.

45. Wiedersheim, Robert. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus; Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen, mit besonderer Berücksichtigung der Skelettverhältnisse.* Ann. Museo civ. d'Ist. nat. di Genova, vol. VII, 1875.

46. Id. *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere.* Jena, 1902, p. 292.

47. Wilder, H.-H. *Lungenlose Salamandriden.* Anat. Anzeiger, Bd. IX, 1894, p. 216.

48. Id. *Lungless Salamanders.* Anat. Anzeiger, Bd. XII, 1896, p. 182.

49. Id. *The pharyngo-œsophageal lung of Desmognathus.* Americ. Naturalist, vol. XXXV, 1901, p. 183.

50. Woldt, Mai. *The pulmonary arch of lungless Salamanders.* Proc. Indiana Acad. Sc. 1897, p. 206.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. Plancher du segment bucco-œsophagien de *Spelerpes adspersus jeune;* interprétation d'une reconstruction en cire de l'épithélium; grossissement: 12,5 diamètres.

Fig. 2. Plancher du segment bucco-œsophagien de *Triton alpestris;* interprétation d'une reconstruction graphique de l'épithélium; grossissement: 12,5 diamètres.

Légende.

bl. cul-de-sac de la langue.
br. bronches.
cm. commissure labiale.
d. dents du maxillaire inférieur.
ftr. fente trachéale.
gh. bombement du muscle génio-hyoïdien.
l. langue.
mx. bord de la mâchoire.
oe. œsophage.
p. piston de la langue.
ph. pharynx.
pt. pont.
r. replis de l'œsophage.
sd. sillon dentaire.
tr. trachée.

Pl. I.

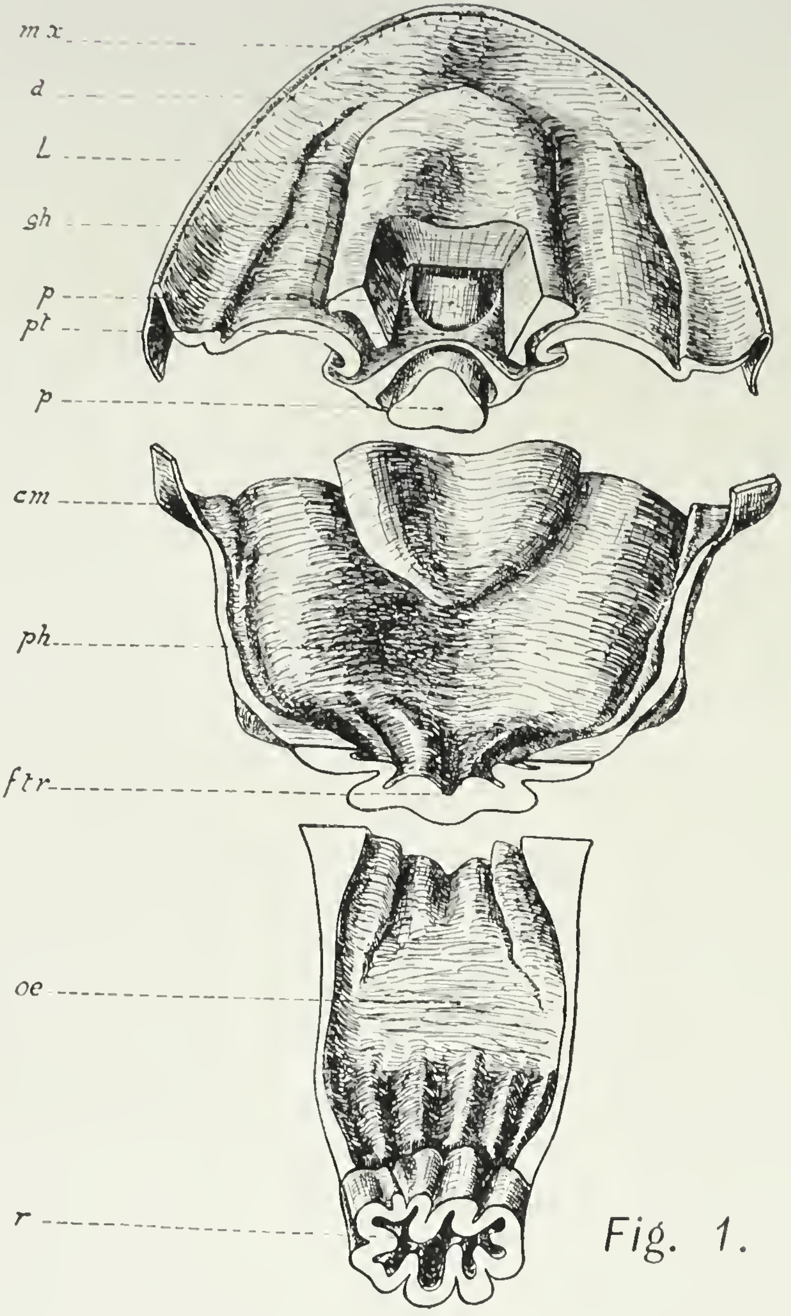


Fig. 1.

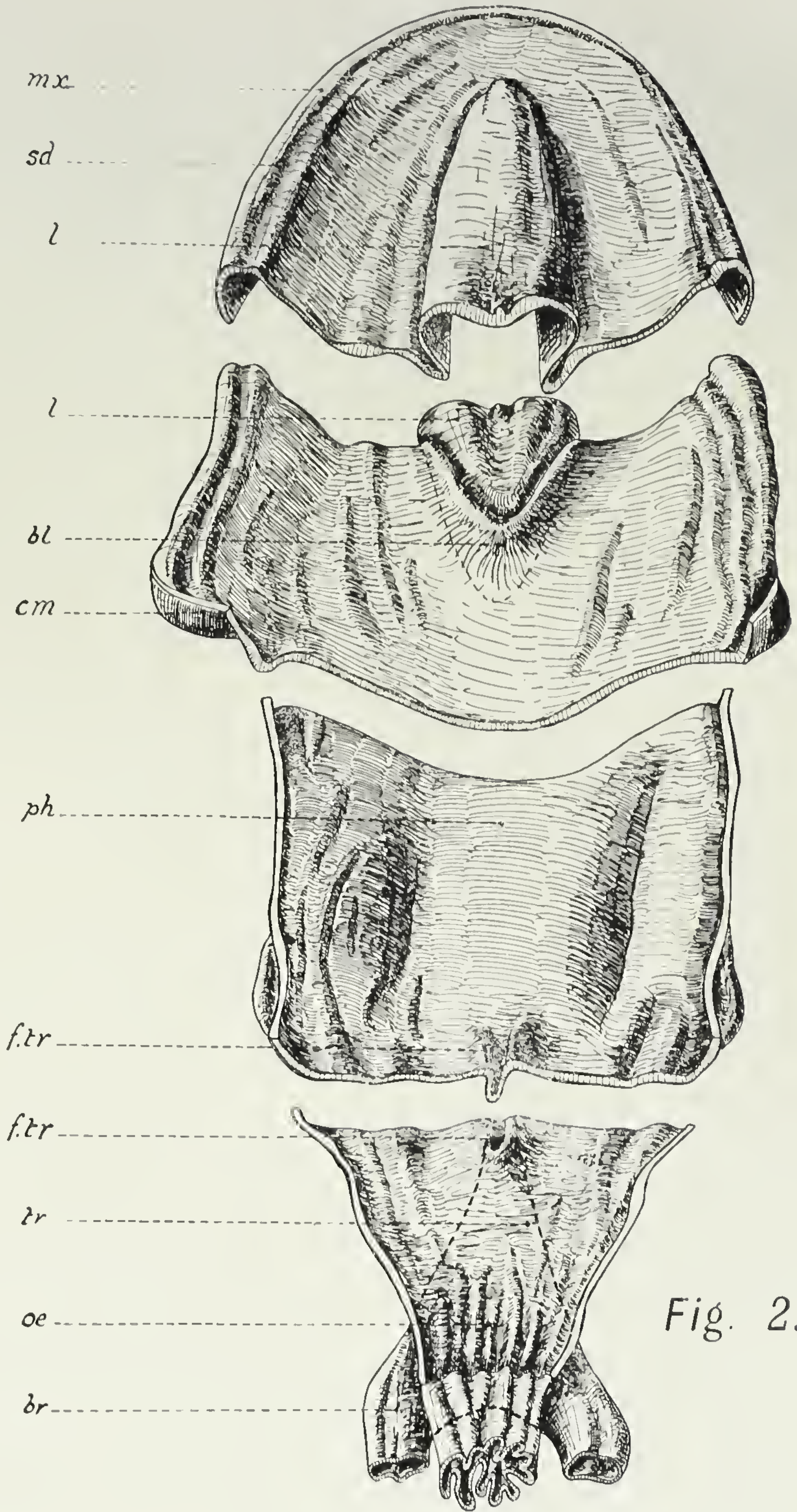


Fig. 2.

4

PLANCHE II

Fig. 3. Plafond du segment bucco-œsophagien de *Spelerpes adspersus jeune;* photographie réduite d'une reconstruction en cire de l'épithélium; grossissement: 22 diamètres.

Fig. 4. Tête de *Spelerpes adspersus,* vue par sa face ventrale; grossissement: 2 diamètres.

Légende.

bl.	impressions des bourrelets de la langue.
ch.	choanes.
com.	commissure labiale.
d. im.	dents intermaxillaires.
d. ms.	dents du maxillaire supérieur.
d. pa.	dents palatines.
gl. im.	canal excréteur de la glande intermaxillaire.
gl. m.	glande du menton.
oe.	œsophage.
oc.	bombements oculaires.
ph.	pharynx.
pld.	placode dentaire du parasphénoïde.
vph.	valvule pharyngienne.

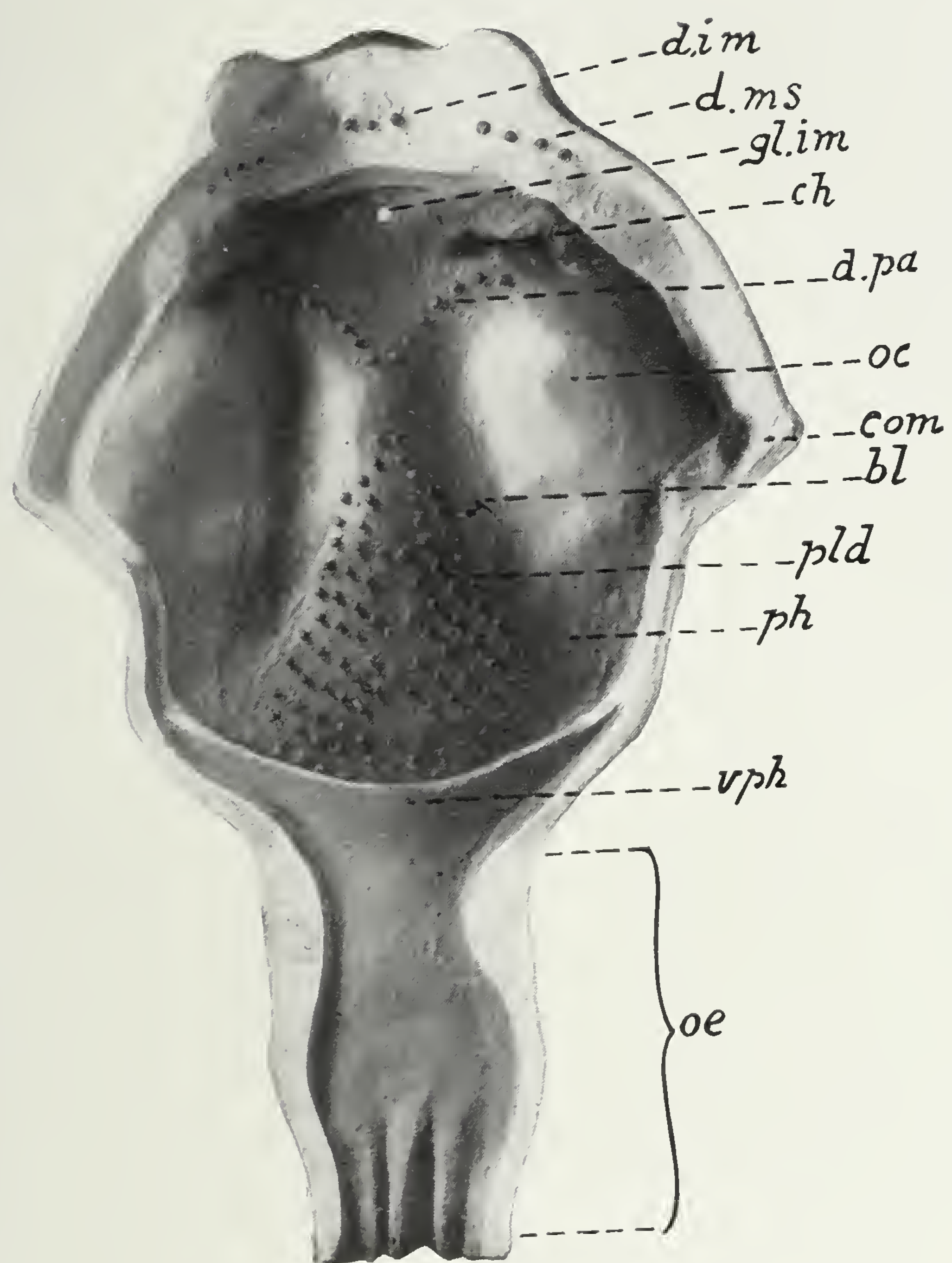


Fig. 3.

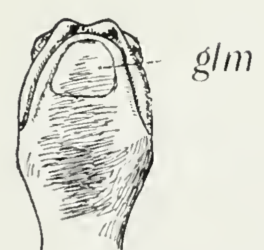


Fig. 4.

PLANCHE III

Les figures 5, 6, 7 et 8 de la planche III, 9 et 10 de la planche IV, ont été dessinées avec l'oculaire à dessiner Leitz, objectif Zulauf n° 7. Les figures 5, 8, 9 et 10 ont été réduites de moitié; leur grossissement est de 160 diamètres; les figures 6 et 7 ont été réduites de $^1/_3$; leur grossissement est de 215 diamètres.

Fig. 5. *Spelerpes adspersus adulte.* Muqueuse ventrale du pharynx, en avant de la valvule pharyngienne.

Fig. 6. *Spelerpes adspersus adulte.* Muqueuse du plancher buccal, en avant de la langue; coupe paramédiane.

Fig. 7. *Spelerpes adspersus adulte.* Muqueuse du plafond buccal, entre les choanes.

Fig. 8. *Spelerpes adspersus adulte.* Repli prépucial et revêtement séreux du piston de la langue; coupe médiane.

Légende.

cap. capillaires sanguins.
ch. chorion de la muqueuse.
end. cellules endothéliales des capillaires.
ep. épithélium de la muqueuse.
exp. et *r. cap.* expansions des capillaires dans la couche moyenne de l'épithélium.
int. espaces intercellulaires.
k. figure de caryocynèse.
m. fibres musculaires striées du pharynx.
mep. revêtement myoépithélial du piston.
mr. fibres striées des muscles rétracteurs de la langue.
rp. repli prépucial du piston lingual.

Pl. III.

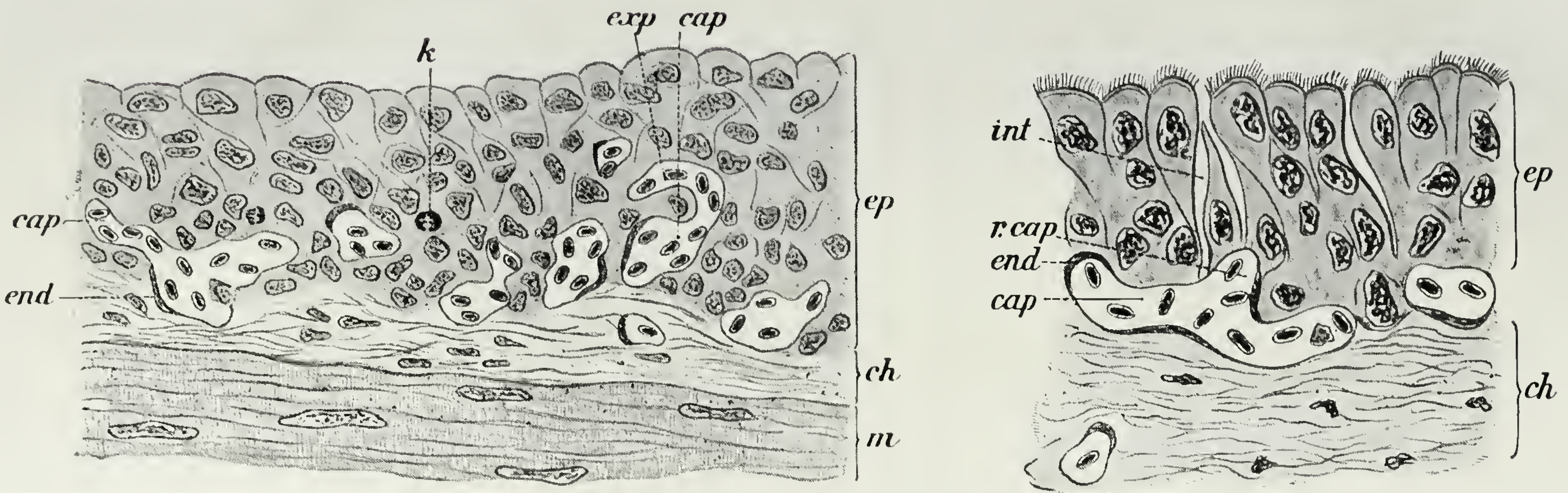


Fig. 5.

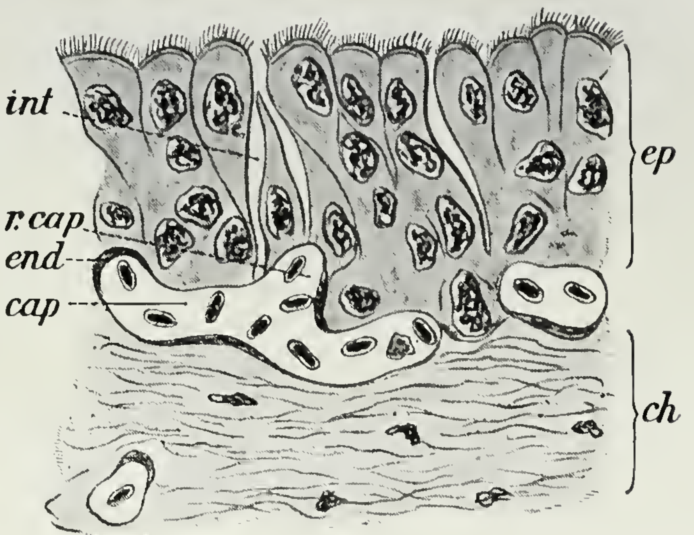


Fig. 6.

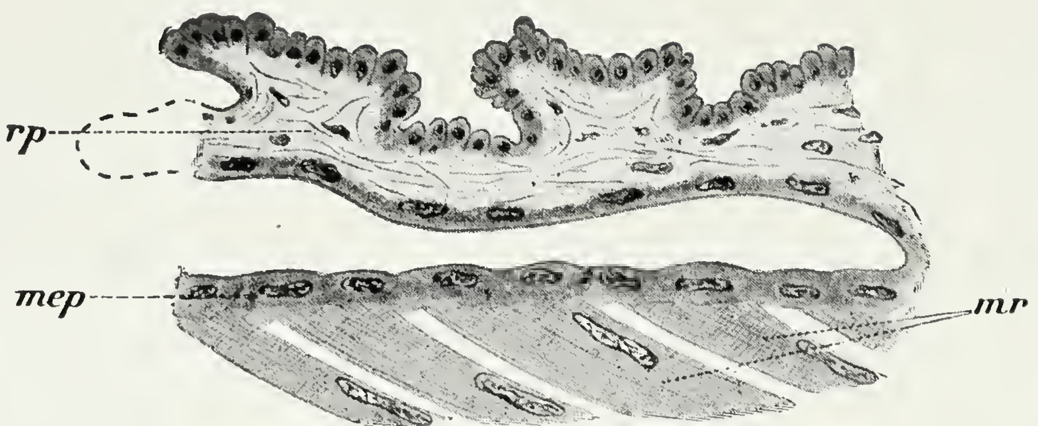


Fig. 8.

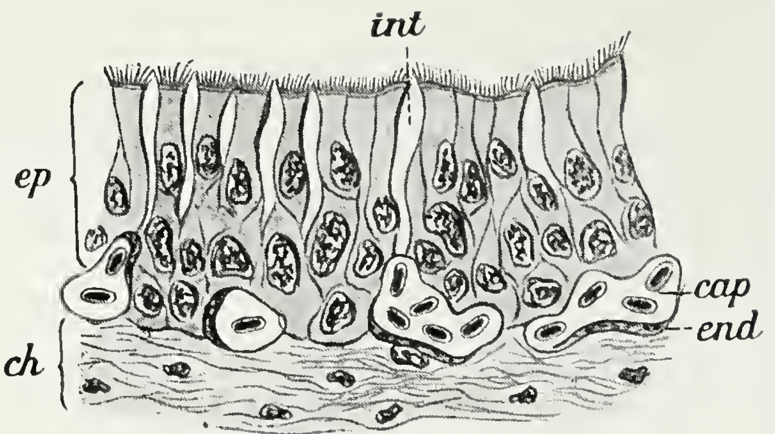


Fig. 7.

PLANCHE IV

Fig. 9. *Spelerpes adspersus adulte.* Glande du menton.

Fig. 10. *Spelerpes adspersus adulte.* Peau du dos, coupe paramédiane.

LÉGENDE.

A.	glande jeune.
B.	glande au début de son activité sécrétoire.
C.	glande en pleine activité.
as.	faisceaux conjonctifs ascendants.
ca.	canal excréteur.
cap.	capillaires sanguins.
cavs.	cavité sécrétante.
chi., *chm.*, *chs.*	couches inférieure, moyenne et supérieure du chorion.
conj.	conjonctif lâche.
cu.	cuticule.
ep., *epc.*	épithélium cutané.
ep. gl.	épithélium glandulaire.
K. et *K'*	Kiemenzellen (cellules de remplacement).
L.	cellule géante de Leydig.
m.	noyau d'une fibre musculaire lisse.
p.	pigment.

Fig. 11. *Spelerpes adspersus adulte.* Section transversale du muscle du fourreau. Oculaire à dessiner Leitz; objectif Zulauf n° 3 *A*; réduction de $1/2$; grossissement de 30 diamètres.

LÉGENDE.

A.	face dorsale.
B.	face ventrale.
C.	bord interne.
D.	bord externe.
α et β	groupes centraux des fibres musculaires.
γ et δ	groupes latéraux » »
cav.	cavité du fourreau.
II *ep.*	cartilage de l'épibranchium II.
in.	cloisons aponévrotiques intramusculaires.
per.	périchondre.
rad.	raphés dorsaux.
rav.	raphé ventral.

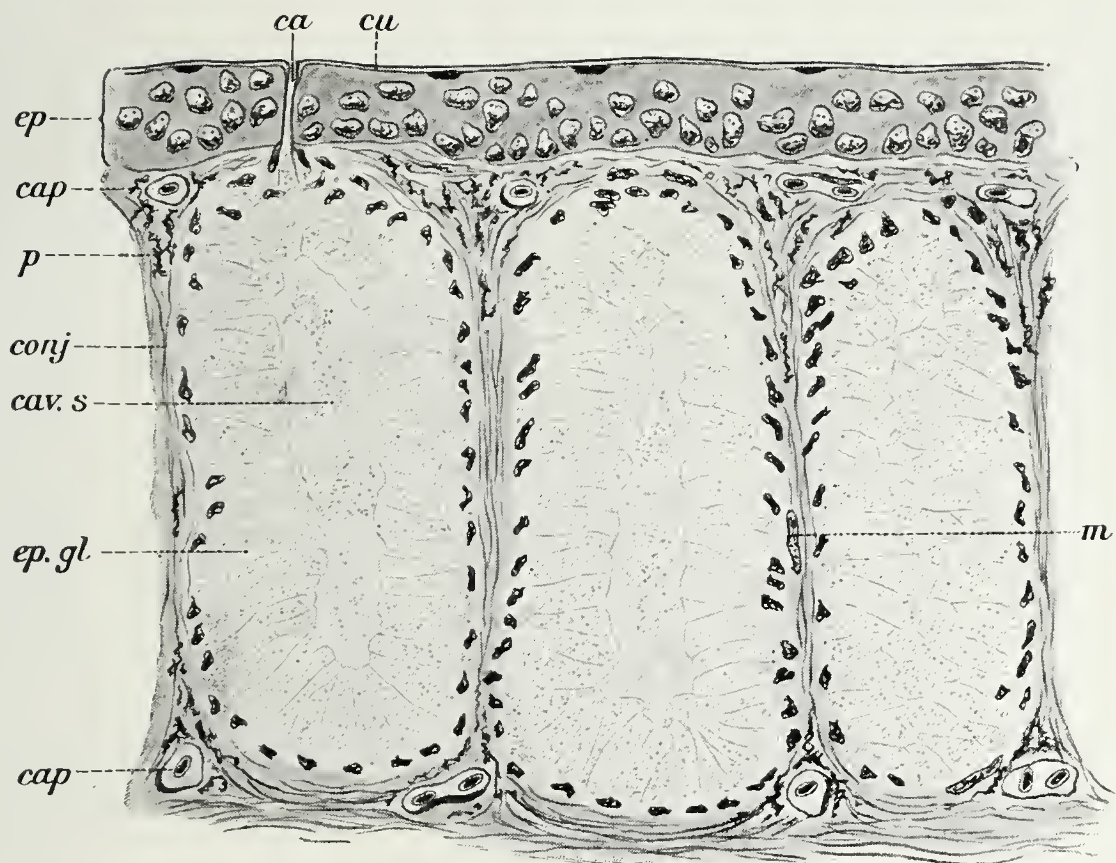


Fig. 9.

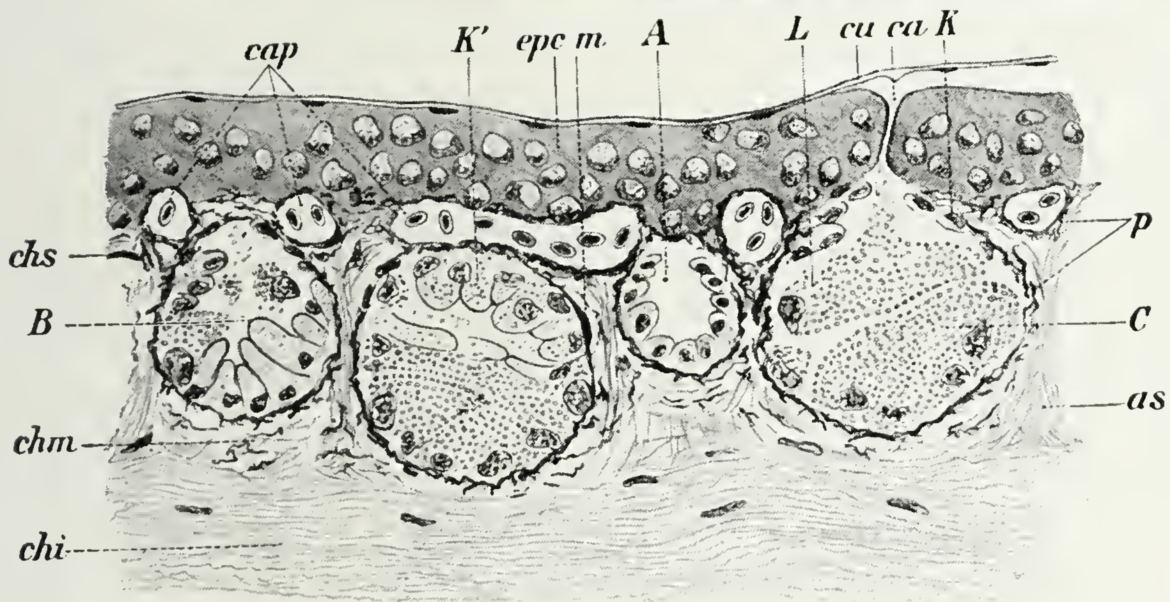


Fig. 10.

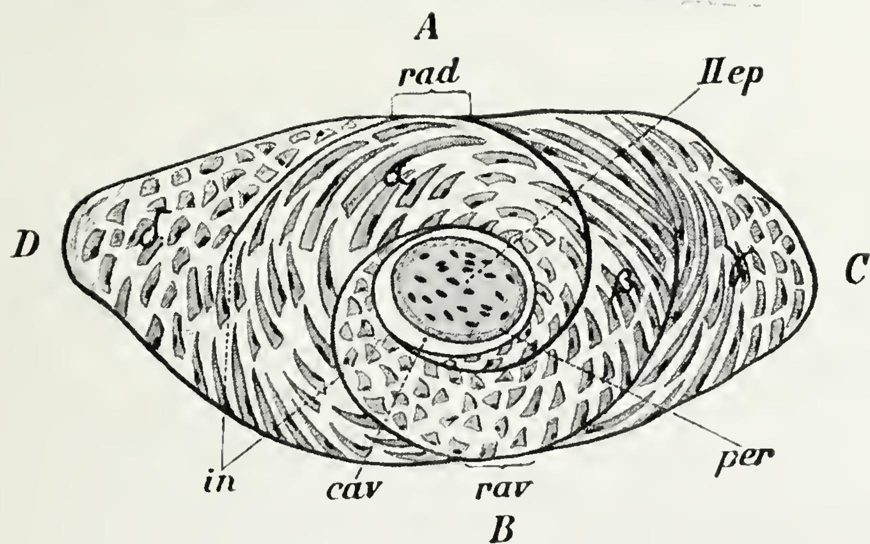


Fig. 11.

PLANCHE V

Fig. 12, 13, 14. *Spelerpes adspersus jeune.* Sections transversales de la région céphalique: fig. 12, au niveau des choanes; fig. 13, au niveau des commissures labiales; fig. 14, dans la région de la vésicule auditive. Grossissement: 16 diamètres.

Légende.

I *ab.*	premier arc branchial.
aud.	vésicule auditive.
bh.	basi-hyal.
can.	cavité nasale.
cb.	cavité buccale.
ch.	choanes.
cm.	commissure labiale.
cn.	capsule nasale.
dig.p.	muscle digastrique du pharynx.
d.l.	muscle dorso-laryngé.
II *ep.*	deuxième épibranchium.
epb. et *epm.*	épithélium de la cavité buccale.
fm.po.	feuillet musculaire pharyngo-œsophagal.
gh.	muscle génio-hyoïdien.
gl.im.	glande intermaxillaire.
gp.	gaine du piston lingual.
h.	hyoïde.
hh.	muscle hyo-hyoïdien.
l.	langue.
lo.	lobes olfactifs.
M.	cartilage de Meckel.
md.	mur dentaire.
mf.	muscle du fourreau.
mh.	muscle mylo-hyoïdien.
mr.	muscle rétracteur.
mx.	maxillaire inférieur.
ph.	pharynx.
pld.	placode dentaire du parasphénoïde.
p.pt.	processus ptérygoïde.
pr.	replis prépuciaux du piston lingual.
ps.	parasphénoïde.
rl.	récessus latéral de l'organe olfactif; (organe de Jacobson)?
rp.	bord antérieur du repli palpébral.
tg.	tégument.
tr.	fente trachéale.
IV *V*	quatrième ventricule du cerveau.
vo.	vomer.

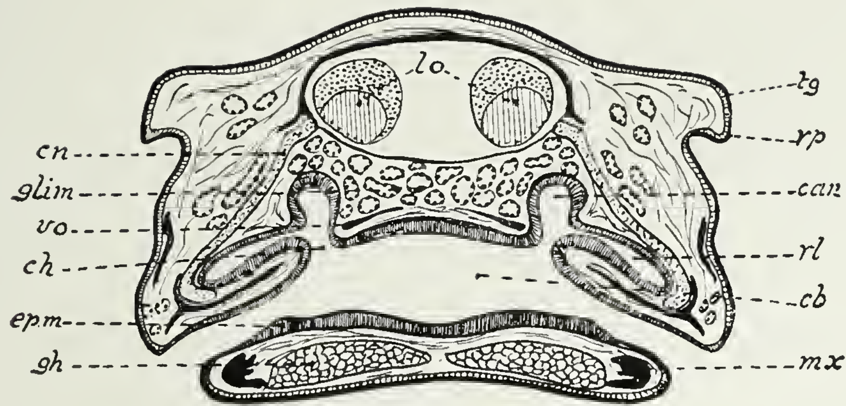


Fig. 12.

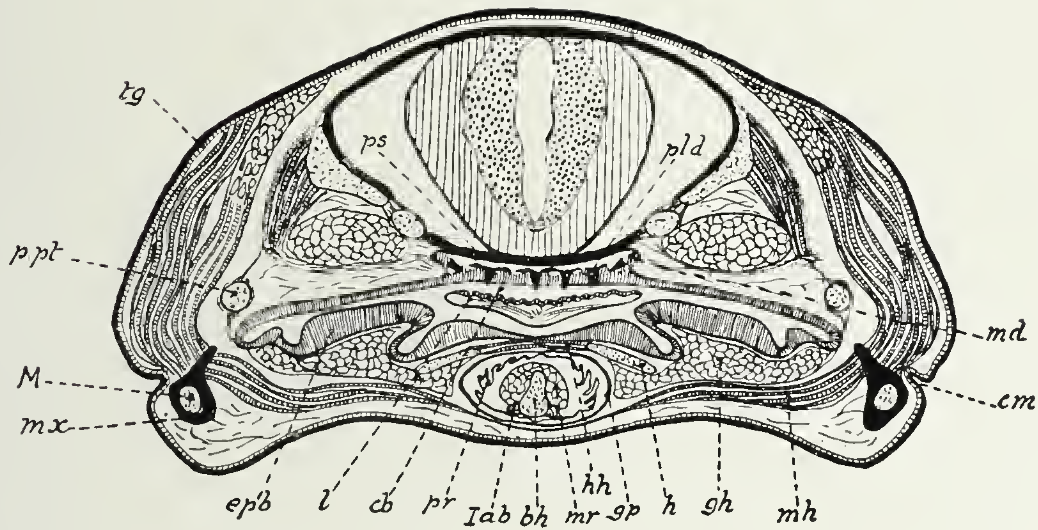


Fig. 13.

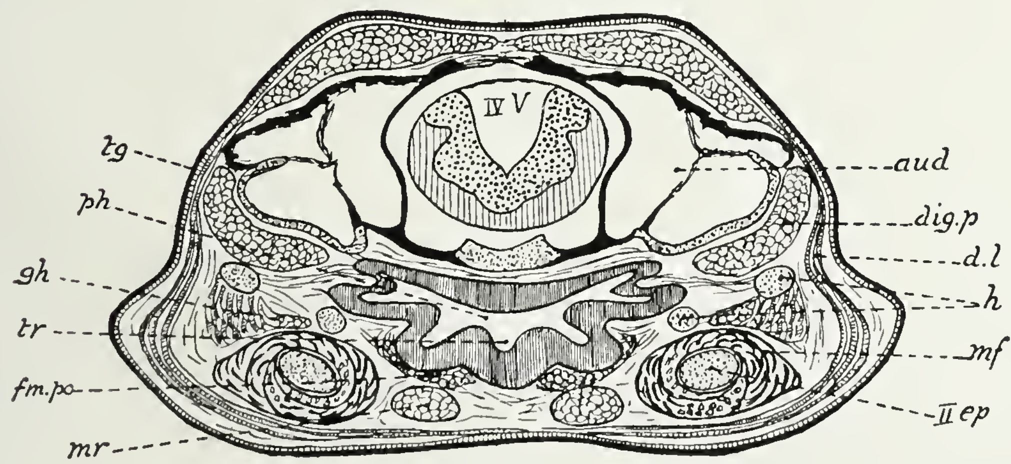


Fig. 14.

PLANCHE VI

Fig. 15. *Spelerpes adspersus jeune.* Reconstruction graphique du squelette et de quelques-uns des principaux muscles de la langue; l'appareil est vu par sa face ventrale. Grossissement: 12 ½ diamètres.

Fig. 16. *Spelerpes adspersus jeune.* Stéréogramme demi-schématique du segment bucco-œsophagien, d'après des dessins, exécutés à la chambre claire, d'une coupe légèrement paramédiane et d'une coupe transversale. Grossissement: 8 diamètres.

Légende.

I *ab.*, II *ab.* premier et deuxième arcs branchiaux.
cbh. cornes antérieures du basi-hyal.
che. muscle cérato-hyoïdien externe.
che'. son insertion à la gaine fibreuse.
chi. muscle cérato-hyoïdien interne.
chi'. son insertion à la gaine fibreuse.
cph. muscle constricteur du pharynx.
cpn. capsule nasale.
egf. entrée de la gaine séreuse du piston.
enc. encéphale.
epc. épithélium cutané.
gf. gaine séreuse, réséquée: à gauche dans toute sa partie postérieure, à droite au niveau de son épaississement, pour montrer l'épibranchium II y contenu.
glb. glandes de la base de la langue, se continuant à la face ventrale du piston.
glc. glandes cutanées.
glm. glandes du menton.
h. hyoïde (dans la fig. 15, il a été réséqué du côté gauche pour montrer le muscle cérato-hyoïdien externe).
hyp. hypophyse.
inm. os intermaxillaire.
mh. muscle mylo-hyoïdien, réséqué.
mh'. muscle temporo-angulaire.
mil. muscle intrinsèque strié du plateau lingual.
mp. muscle du pont (muscle hyo-hyoïdien).
mxi. maxillaire inférieur.
oc. bombement oculaire.
pa. os palatin, avec ses dents.
pl. plateau lingual (dans la fig. 15, c'est sa projection qui est indiquée par la ligne pointillée).
r. raphé ventral du muscle du fourreau.
vph. et *lu.* valvule pharyngienne.

Pour les autres lettres, voir la légende de la planche V.

Pl. VI.

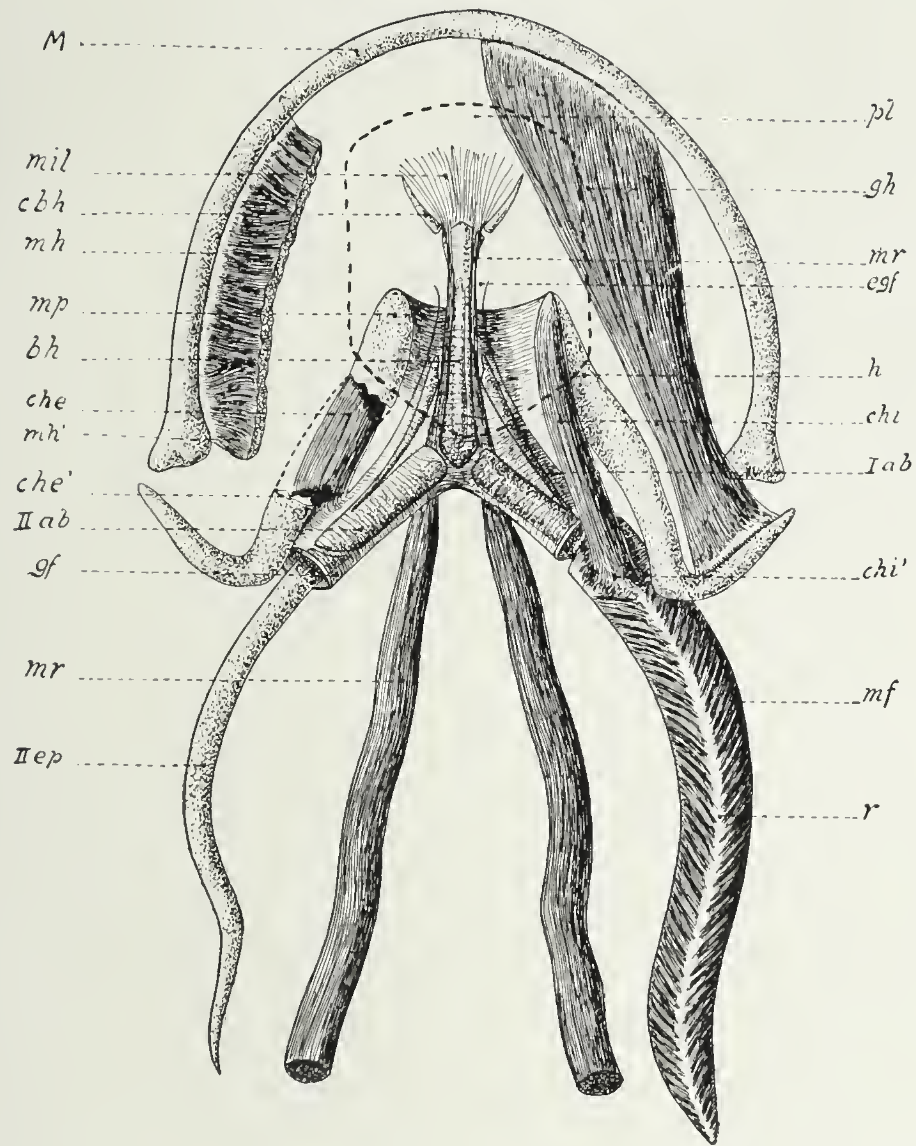


Fig. 15.

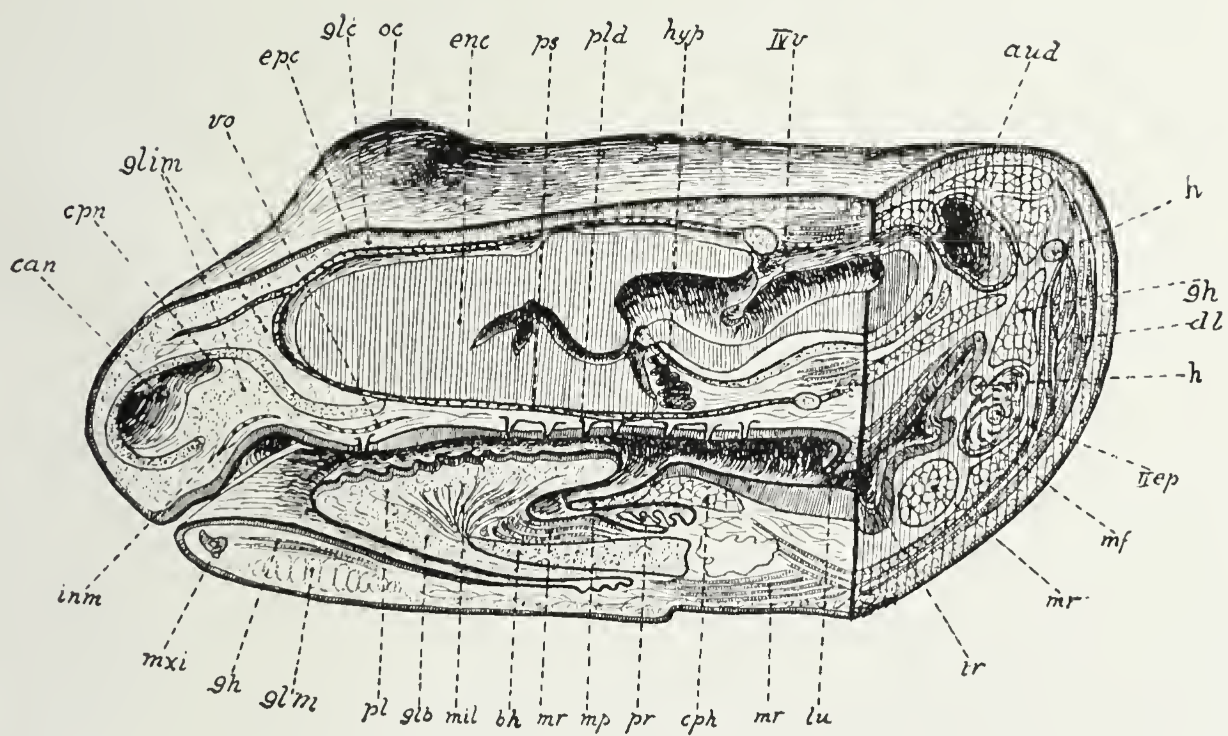
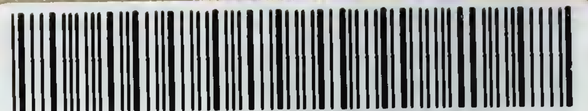


Fig. 16.


3 0112 072879031